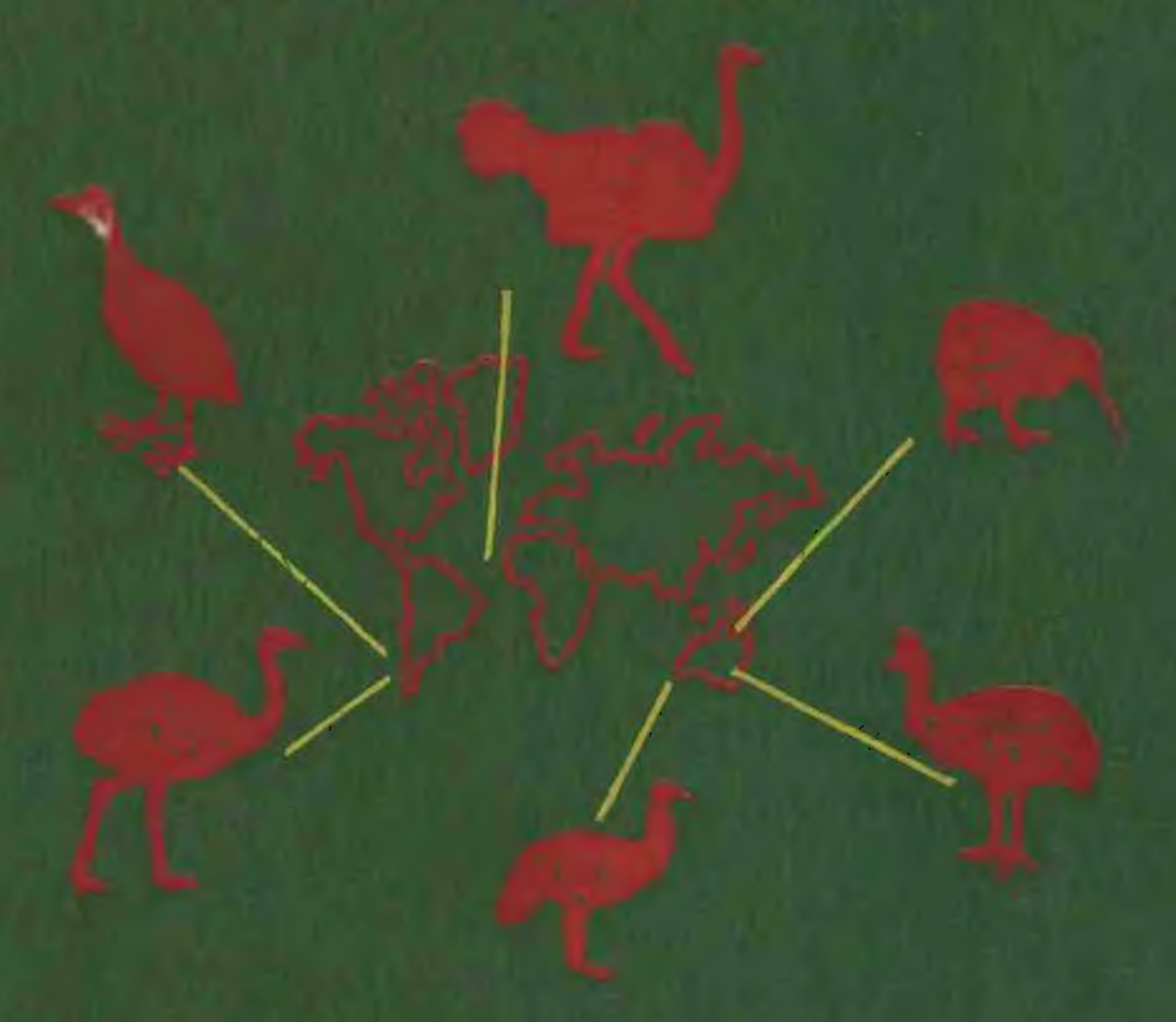
М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд

ЭКОЛОГИЯ

Особи, популяции и сообщества



Издательство «Мир»

Ecology

Individuals, Populations and Communities

Michael Begon
Department of Zoology
University of Liverpool

John L. Harper
FRS School of Plant Biology
University College of North Wales, Bangor

Colin R. Townsend
School of Biological Sciences
University of East Anglia

Blackwell Scientific Publications
Oxford London Edinburgh
Boston Palo Alto Melbourne

М. Бигон, Дж. Харпер,
К. Таунсенд

ЭКОЛОГИЯ

Особи, популяции и сообщества

В двух томах

Том 1

Перевод с английского
канд. биол. наук В. Н. Михеева
и М. А. Снеткова

под редакцией
д-ра биол. наук А. М. Гилярова



Москва «Мир» 1989

ББК 28.08
Б59
УДК 574

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.
Б59 Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т. 1.: Пер. с англ.— М.: Мир, 1989.— 667 с., ил.

ISBN 5-03-001121-8

Написанный английскими авторами учебник по теоретическим основам современной экологии. Благодаря широте охвата материала может служить справочным пособием. Отличается от ранее выпущенных книг по экологии аналитической, объяснительной направленностью и насыщенностью новыми фактами и идеями. В первом томе рассматриваются связь организмов с внешней средой и взаимодействия между организмами.

Для специалистов-экологов, студентов и аспирантов биологических факультетов.

Б $\frac{1903040000-432}{056(01)-89}$ 101—89, ч. 1 ББК 28.08

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-001121-8 (русск.)
ISBN 5-03-001120-X
ISBN 0-632-01337-0 (англ.)

Предисловие редактора перевода

Когда в 1866 г. Э. Геккель впервые употребил слово «экология», обозначив им биологическую науку, изучающую взаимоотношения организмов и окружающей их среды, он, наверное, не подозревал о том, что через сто с небольшим лет слово это, многократно повторенное газетами и журналами всего мира (не говоря уже о других неведомых ранее средствах массовой информации), станет своеобразным символом своего времени. Действительно, об экологии говорят сейчас буквально все, понимая под экологией в большинстве случаев любое взаимодействие человека и природы или ухудшение качества среды, вызванное его хозяйственной деятельностью. Можно соглашаться с таким пониманием экологии, а можно решительно его оспаривать, но нельзя не признать, что совершенно независимо от популярности или непопулярности слова «экология» (среди журналистов и политических деятелей) уже давно существует и развивается наука экология, имеющая собственные цели, объекты и методы исследования.

Удачно окрещенная Геккелем в самом начале своего становления экология обрела самостоятельность в начале XX в., когда были предложены первые экологические концепции, и претерпела период очень бурного развития в 20—40-х годах, когда сложился ее существующий и поныне понятийный аппарат и были выработаны основные методологические подходы. Именно с этого времени в экологии сосуществуют экосистемный и популяционный подходы, практически исчерпывающие в своей совокупности основное ее содержание. Как следует уже из самого названия, экосистемный подход во главу угла ставит понятие экосистемы — совокупности организмов и неживых компонентов, связанных потоками вещества и энергии. С точки зрения сторонников экосистемного подхода, экология — это наука об экосистемах, а любое изучаемое экологами явление представляет интерес прежде всего постольку, поскольку оно имеет значение для экосистемы в целом. В становление экосистемного подхода отечественной наукой был внесен заметный вклад: достаточно назвать имя В. Н. Сукачева — автора понятия «биогеоценоз», или Г. Г. Винберга, развивавшего (вместе с Л. Л. Россолимо и В. С. Ивлевым) «балансовое» направление в изучении водое-

мов. Упрочению экосистемного подхода у нас в стране способствовало и опубликование перевода обстоятельных учебных пособий Ю. Одума «Основы экологии» (М.: Мир, 1975) и «Экология» (М.: Мир, 1986).

Популяционный подход, концентрирующий основное внимание на популяциях, т. е. совокупностях особей одного вида, населяющих определенную территорию (или акваторию), в нашей стране получил меньшее развитие, чем экосистемный, хотя на начальном этапе большую роль в его становлении сыграли работы советского исследователя Г. Ф. Гаузе, а также, как сейчас мы понимаем, и работы Л. Г. Раменского. В отличие от экосистемного подхода, тяготеющего к целостному (холистическому) описанию, популяционный подход более склонен к аналитическому объяснению. Именно этот подход имел в виду канадский исследователь Ч. Кребс, определяя экологию как науку о взаимодействиях, обусловливающих распространение и обилие организмов.

Предлагаемая вниманию читателей книга — это обстоятельный учебник экологии, написанный тремя видными английскими исследователями М. Бигоном, Дж. Харпером и К. Таунсендом в русле именно популяционного подхода. Недаром в самом начале книги с одобрением цитируется уже приведенное выше определение экологии Ч. Кребса. Подзаголовок книги «Особи, популяции и сообщества» определяет ее логическую канву. Фактически речь идет о трех уровнях познания экологических явлений. Но отчетливо сознавая специфику задач, возникающих на каждом уровне, авторы вместе с тем наглядно показывают их взаимосвязь и возможность перехода с одного уровня на другой. До настоящего времени на русском языке не было учебника экологии, который, так широко охватывая всю основную проблематику этой науки, вместе с тем давал бы читателю реальное представление о том, как исследователь может понять суть тех или иных экологических явлений, прежде всего тех, которые касаются распределения организмов в пространстве и их динамики во времени. Основное внимание в книге уделяется организмам и их совокупностям в природе, хотя дается представление о математических моделях и лабораторных экспериментах. Очень выгодно отличает данный учебник от других аналогичных изданий равномерное использование примеров из животного и растительного мира. Таким образом еще раз наглядно демонстрируется целостный характер экологии и достаточная универсальность установленных в ней закономерностей. Думается, что появление этой книги на русском языке с одобрением будет встречено как начинающими экологами, так и уже сложившимися специалистами.

А. М. Гиляров

Предисловие

Судя даже по пещерным рисункам древнего человека, нетрудно заключить, что экология, если и не древнейшая профессия, то, по-видимому, самая древняя из наук. Ощутив первые проблески сознания, наши первобытные предки должны были оценить важность сведений о том, где можно отыскать съедобные растения, наловить животных и укрыться от преследовавших их врагов. Сегодня, однако, мы можем поставить задачу шире. Мы понимаем: чтобы пользоваться дарами природы, не губя их, чтобы добывать пищу, чтобы угадывать, «что случится потом» с окружающим нас миром, мы обязаны понимать мир природы и населяющие его существа. Книга эта как раз и предназначена для того, чтобы дать такое понимание или расширить его. Эта книга о распространении различных существ по поверхности Земли, об их обилии в различных ее частях, а также о физических, химических и особенно биологических свойствах и взаимосвязях, предопределяющих и распространение, и обилие.

Предмет экологии в отличие от некоторых других наук известен всем и каждому; поскольку большинство из нас предавалось созерцанию природы, постольку большинство из нас — своего рода экологи. Научная экология, однако, непроста — у нее свои тонкости и сложности. Она должна по-своему подходить к каждому из трех отчетливо выделяемых уровней биологической иерархии — к особям, популяциям особей и образуемым популяциями сообществам; себе в ущерб, как мы увидим, она пренебрегает либо деталями биологии особей, либо вездесущими последствиями исторических, эволюционных и геологических событий. Соприкасаясь со смежными дисциплинами, она впитывает достижения биохимии, этологии, климатологии, тектоники плит и проч., но и сама влияет на наши представления о многих биологических явлениях. Т. Х. Добржанский говорил: «В биологии все наполняется смыслом лишь тогда, когда истолковывается с эволюционной точки зрения». Если это верно, то верно также то, что и в эволюции едва ли можно что-либо осмыслить, не опираясь на экологическую точку зрения, т. е. на представления о взаимодействиях между организмами и их физическим, химическим и биологическим окружением.

Еще одна замечательная особенность экологии состоит в том, что перед нею простирается мир неповторимого: миллионы различных видов, мириады генетически отличных индивидуумов — и все они живут и взаимодействуют в разнообразном и непрестанно изменяющемся мире. Прелесть экологии — в бросаемом ею вызове. Вызов — в необходимости постижения основополагающих, очевидных проблем. Постигнуть их нужно так, чтобы, признавая неповторимость и сложность всех частей природы, в то же время в сложности этой не потонуть, а отыскать закономерности и научиться делать предсказания. Как заметил Л. Бёрч, в экологии как нигде уместен совет, данный физиком Уайтхедом: «Ищи простоту, но не доверяй ей».

При написании этой книги мы стремились создать некоторую систему представлений, переходя от особей к популяциям, а от популяций к сообществам. Впрочем, кое-где (особенно в гл. 14 и 15) мы оглядывались назад, чтобы посмотреть на низшие уровни иерархии в свете того, что мы поняли при изучении высших. Экология не принадлежит к числу научных дисциплин с простой линейной структурой: в ней все связано со всем. Главы этой книги содержат естественноисторические описания, сведения по физиологии и этологии, описания строгих лабораторных и полевых опытов, тщательных наблюдений и данных количественного учета, а также разбор математических моделей — вариантов той самой простоты, каковую необходимо искать, но коей в равной мере необходимо не доверять. Распределение сведений по этим разделам от главы к главе меняется. В какой-то мере эти изменения отражают достигнутый в различных областях прогресс. Отражают они и внутренние различия разных сторон экологии. Ее достоянием становится любой сдвиг в любой области: экология была и будет естественным перекрестком для натуралистов, экспериментаторов, полевых биологов и специалистов по математическому моделированию. Нам кажется, что разумно сочетать все эти ипостаси — обязанность каждого эколога.

Настоящая книга предназначена для всех, у кого экология лежит на пути к диплому. Некоторые разделы нашего курса — особенно математические — будут кому-то даваться с трудом; изложение, однако, построено так, чтобы у нашего читателя, где бы и в чем бы ни был он силен — будь то в поле или лаборатории, в теории или практике, — сложилось об изучаемом предмете представление современное и достаточно разностороннее.

У книги есть одна вспомогательная особенность: весь ее текст размечен «боковушками»[1]. С их помощью мы надеемся

[1] В русском издании вынесены курсивом в подзаголовки текста. — *Прим. ред.*

убить сразу нескольких зайцев: они составляют набор подзаголовков, детализирующий структуру текста; кроме того, они многочисленны и нередко сами по себе содержательны. Это обстоятельство позволяет пробегать их заодно с обычными заголовками как конспект очередной главы. В силу того же обстоятельства они должны служить студентам в качестве указателя — в самом деле, они сродни пометкам, которые часто оставляют на полях учебников сами студенты. Наконец, они могут служить средством текущего контроля успеваемости: если ты убедился, что очередной тезис совпадает со смыслом только что прочитанного, то, стало быть, до тебя «дошло».

Закончив книгу, не откажем себе в удовольствии запечатлеть на ее страницах признательность всем тем, кто так или иначе содействовал ее зачатию, созреванию и появлению на свет. Многие наши коллеги читали многочисленные наброски и поделились по этому поводу полезными соображениями. Джон Лоутон и Боб Мэй взвалили на себя задачу внимательного прочтения всех глав. Написанию одной или нескольких глав помогли Джо Андерсон, Рой Андерсон, Дэвид Аткинсон, Лео Басс, Артур Кейн, Джеймс Чабб, Эндрю Коссинс, Роберт Коуи, Майкл Кроули, Джон Фаррар, Майкл Хассел, Уильям Хил, Алан Хилдрю, Майкл Хатчингс, Роберт Джеймс, Ричард Лоу, Ричард Палмер, Мери Прайс, Дерек Ранвелл, Персио де Соуза Сантуш младший, Дейв Томпсон, Дез Томпсон, Джеймс Томпсон, Джефф Вааге, Ричард Уолл, Хилари Уоллес, Эндрю Уоткинсон и Джон Уиттэкер. В издательстве «Blackwell» нам удалось воспользоваться помощью и поддержкой Саймона Рэллисона, превратившего врученный ему текст в книгу, и Боба Кэмпбелла, который терпеливо нянчился с нами. Энди Синауэр из «Sinauer Associates» замкнул обратную связь, исходившую из первоначального плана будущей книги, через умы целого ряда североамериканских экологов; он же согласовал в Северной Америке тексты обзоров отдельных глав. Текст же книги возник из нашей пачкотни благодаря неустанным и кропотливым трудам машинисток — Аниты Каллагэн, Джейн Фаррел, Гвинет Келл, Сюзан Скотт и Марии Вулли. В заключение с радостью поблагодарим наших жен и наши семьи за то, что они нас поддерживали, выслушивали и игнорировали, т. е. именно за то, что от них требовалось.

Введение: экология и ее предмет

Термин «экология» был введен в употребление в 1869 г. Эрнстом Геккелем[1] для обозначения науки, изучающей взаимоотношения организмов с окружающей средой. Само слово восходит к греческому «ойкос» — «дом», «жилище», поэтому экологию можно трактовать как изучение «домашней жизни» живых существ. Более содержательное и гораздо более четкое определение дано Кребсом (Krebs, 1972): «Экология — это научное познание взаимодействий, определяющих распространение и численность организмов». Достоинство такого определения состоит в том, что оно точно очерчивает основное содержание экологии: изучение закономерностей распространения и динамики численности организмов, т. е. выяснение того, где они встречаются, сколько их и что они делают. Однако в определении, данном Кребсом, нет слова «среда», и чтобы понять, почему, необходимо обрисовать соответствующее понятие. Среда организма состоит из всех влияющих на него внешних факторов и явлений — как физических и химических (абиотических), так и связанных с наличием других организмов (биотических). «Взаимодействия», фигурирующие в определении Кребса, — это, конечно же, взаимодействия организмов именно с этими факторами. Таким образом, среда занимает в этом определении экологии такое же центральное положение, какое придавал ей в свое время Геккель.

Определение основного содержания экологии как изучения «распространения и динамики численности организмов» подкупающе кратко. Требуется, однако, его расширить и пояснить. Экология занимается тремя уровнями: *отдельными особями* (индивидуумами), *популяциями* (состоящими из особей одного вида) и *сообществами* (состоящими из более или менее обширного набора популяций).

---

[1] Здесь авторы не точны. Экология как самостоятельная наука определена Геккелем уже в 1866 г. в капитальном двухтомном труде «Общая морфология организмов». (Подробнее см. Новиков Г. А., Сто лет экологии Эрнста Геккеля. Очерки по истории экологии. — М.: Наука, 1970, с. 2—76.) — *Прим. ред.*

Занимаясь особями, экология выясняет, как на них влияет абиотическая и биотическая среда и как они сами воздействуют на среду. Занимаясь популяциями, она решает вопросы о наличии или отсутствии отдельных видов, о степени их обилия или редкости, об устойчивых изменениях и колебаниях численности популяций. При исследовании на популяционном уровне возможны два методологических подхода. Первый исходит из основных свойств отдельных особей, а уж затем изыскивает формы сочетания этих свойств, предопределяющие особенности популяции в целом. Второй обращается к свойствам популяции непосредственно, пытаясь увязать эти свойства с параметрами среды. Оба подхода небесполезны, и обоими мы воспользуемся в дальнейшем. Кстати, те же два подхода целесообразны и при изучении сообществ. Экология сообществ рассматривает состав, или *структуру*, сообществ, а также прохождение через сообщества энергии, биогенных элементов и других веществ (т. е. то, что называется *функционированием* сообщества). Пытаться понять все эти закономерности и процессы можно, рассматривая слагающие сообщество популяции; но можно и непосредственно изучать сообщества, концентрируя внимание на таких их характеристиках, как видовое разнообразие, скорость образования биомассы и т. д. Опять-таки пригодны оба подхода. Экология занимает центральное место среди других биологических дисциплин, поэтому неудивительно, что со многими из них она перекрывается — прежде всего с генетикой, эволюционным учением, этологией и физиологией. Но все же основное в экологии — это те процессы, которые сказываются на распространении и численности организмов, т. е. процессы отрождения особей, их гибели и миграции.

Не лишне с самого начала подчеркнуть, что экологов интересуют не только *природные* сообщества и популяции и «дикие» особи, но и сообщества, созданные человеком или подвергающиеся его влиянию (фруктовые сады, пшеничные поля, зернохранилища, заповедники и т. п.). Более того, экологи часто изучают экспериментальные системы и математические модели. В становлении и развитии экологии они сыграли и наверняка будут играть решающую роль. Мы то и дело будем обращаться к ним в нашей книге. И все же в конце концов нас интересует реальный мир, и о ценности моделей и простых лабораторных опытов должно судить постольку, поскольку они проливают новый свет на функционирование природных систем. Модели и опыты — это средства достижения цели, но ни в коем случае не самоцель. Одно из главных предназначений науки — упрощать, облегчая тем самым постижение многосложной действительности. Экология — это наука, подводящая фундамент под естественную историю и вместе с тем пытающаяся ее объяснить.

Объяснение, описание, предсказание и управление

На любой из ступеней экологической иерархии мы можем попробовать сделать разные вещи. Во-первых, мы можем попытаться что-то *объяснить* или *понять*. Такая попытка — это поиск истины в духе чисто научных традиций. Но чтобы понять, необходимо сначала описать. Описание тоже расширяет наши познания о живой природе. Ясно, что, прежде чем что-либо понять, мы должны обзавестись описанием того, что хотим понять. Не столь очевидно, но столь же верно и то, что ценнейшие из описаний — те, которые выполнены с прицелом на вполне определенную проблему, на «потребность в понимании». На самом деле все описания отрывочны, и, имея дело с «непредвзятым» описанием ради описания, нередко впоследствии обнаруживаешь, что оно охватило совсем не то, что было нужно.

Нередко экологи стараются также *предсказать*, что́ при определенных обстоятельствах произойдет с теми или иными организмами, популяциями или сообществами. На основе таких предсказаний мы пытаемся управлять теми или иными экологическими ситуациями и извлекать из них пользу. Так, например, предсказав сроки будущего нашествия саранчи, мы можем принять надлежащие меры и тем самым уменьшить ожидаемый ущерб. Предвидя наступление условий, благоприятных для посевов и неблагоприятных для вредителей, мы стремимся сберечь урожай. Намечая подходящий охранительный режим, мы стараемся не допустить исчезновения редких видов. В какой-то мере предсказание и управление возможны и без объяснения или понимания; но достоверные и точные предсказания, а также предсказания того, что случится в обстоятельствах необычных, возможны лишь тогда, когда мы в состоянии еще и объяснить происходящее.

Важно уяснить, что в биологии сосуществуют два различных класса объяснений: непосредственные (выяснение механизмов) и «конечные» (поиски причин возникновения таких механизмов). Например, наблюдаемые распространение и численность птиц данного вида можно «объяснить» на основе данных о физических условиях, которые могут переносить эти птицы, о потребляемом ими корме, об их паразитах и хищниках. Это — *непосредственное* объяснение. Правомерен, впрочем, и следующий вопрос: а как птицы этого вида приобрели те самые черты, которые сейчас, судя по всему, навязывают им образ жизни? На него придется отвечать объяснением, привлекающим эволюционные понятия. *«Конечное»* объяснение современного распространения и современной численности наших птиц кроется в экологическом опыте их предков.

В экологии немало проблем, нуждающихся в эволюционном, конечном толковании. «Как вышло, что сосуществующие виды

сходны сплошь и рядом, а неразличимы лишь изредка?» (гл. 7); «Что вынуждает хищников прибегать к тем или иным формам пищевого поведения?» (гл. 9); «Каким образом организмы приобрели свойственные им сочетания размеров, скорости развития, плодовитости и т. д.?» (гл. 14). Загадки эти так же неотделимы от современной экологии, как задачи предотвращения нашествий, защиты урожая и сохранения редких видов. Способность наша к управлению и использованию ни в коем случае не пострадает от способности к объяснению и пониманию. Добиваясь понимания, мы должны сочетать непосредственные объяснения с «конечным».

Часть 1

Организмы

Введение

Мы решили начать эту книгу с глав, посвященных организмам, затем рассмотреть способы взаимодействия организмов между собой и, наконец, обсудить свойства формируемых ими сообществ. Вполне логично было бы изложить предмет в обратном порядке, начиная с обсуждения сложноорганизованных сообществ в природных и искусственных местообитаниях, переходя к все более детальному их анализу и завершая главами, описывающими свойства отдельных особей. Наша задача несколько напоминает сочинение книги о часовых механизмах. Можно было бы начать с обзора и классификации различных типов часов, а закончить разделами о пружинах, зубчатых колесах, батарейках и кристаллах, приводящих их механизмы в движение. Мы же решили начать с особей, поскольку именно особи подвергаются воздействиям эволюционных сил (они живут или умирают, оставляют или не оставляют потомков), и природа сообществ в конечном итоге должна быть истолкована (а не просто описана) исходя из свойств их составных частей — отдельных популяций, состоящих из отдельных особей.

Сначала мы рассмотрим формы соответствия, которое наблюдается между организмами и средой, в которой они обитают. Начинать с утверждения, что каждый организм в некотором роде идеально приспособлен к существованию там, где он существует, было бы поверхностно и не слишком оригинально. Возможно, в результате всестороннего исследования мы и придем к такому заключению, но логической посылкой это положение служить не может. Тем не менее мы подчеркиваем, что организмы таковы, каковы они есть, и обитают там, где они обитают, по причине своей эволюционной истории (гл. 1). Затем мы разберем формы пространственной и временно́й изменчивости условий среды и характер различий между организмами в условиях, которые они способны перенести или которые они предпочитают (гл. 2). И наконец, мы перейдем к рассмотрению ресурсов, потребляемых различными организмами, и природы взаимодействия организмов с этими ресурсами (гл. 3).

Экологу сообщество интересно в значительной степени тем, каков его видовой состав, к каким группам принадлежат обнаруженные виды, каковы численности и (или) биомассы соответствующих популяций. Численность определяется соотношением между рождаемостью и смертностью, а также между вселением (иммиграцией) и выселением (эмиграцией). Как мы со временем увидим, закономерности рождаемости и смертности накладывают на образ жизни популяций глубочайший отпечаток. Некоторые из множества таких закономерностей обсуждаются в гл. 4.

Каждому виду растения или животного присуща известная способность к расселению. Ею определяются скорости, с которыми особи покидают местообитания, ставшие или становящиеся неблагоприятными, и обнаруживают другие, ставшие пригодными для освоения. Расселению организмов посвящена гл. 5.

Глава 1

Соответствие между организмами и средой

1.1. Введение

Эволюция путем естественного отбора.

Экология изучает организмы и среду их обитания, поэтому очень важно понять связь между ними. Быть может, из всех утверждений относительно этой связи основным является следующее: различные организмы распределены по различным местообитаниям не беспорядочно — между организмами и средой имеется соответствие. Это вполне укладывается в наши представления о природе вещей. Но какова природа этого соответствия?

1.1.1. Естественный отбор — адаптация или абаптация[1]?

Расхожий штамп, употребляемый для описания этого соответствия, таков: «Организм X приспособлен к...» — и далее следует описание условий, в которых подобные организмы встречаются. То и дело, например, приходится слышать, что «рыбы приспособлены к существованию в водной среде», что «кактусы приспособлены к засушливым условиям пустынь» и т. д., но, как ни странно, привычный штамп в таких случаях совершенно неуместен. Установить, почему он неуместен — это, оказывается, вернейший путь к пониманию *подлинной* природы соответствия между организмом и средой.

В основе теории эволюции путем естественного отбора, предложенной Чарлзом Дарвином в 1859 г., лежит несколько допущений.

1. Индивидуумы, образующие видовую популяцию, *не тождественны:* они отличаются, пусть даже незначительно, по размерам, по скорости развития, по реакциям на температуру и проч.

2. Отличия эти, хотя бы частично, передаются *по наследству.* Другими словами, свойства индивидуума в какой-то мере предопределяются его генетической конституцией. Дети наследуют гены родителей и потому, как правило, разделяют родительские признаки.

---

[1] Неологизм «абаптация» (abaptation) построен по аналогии со словом «адаптация» (adaptation), но приставка ad-, означающая добавление или усиление, заменена приставкой ab-, означающей «отнятие». Соответственно если «адаптация» — это «прибавление приспособленности», то «абаптация» — «отнятие приспособленности». — *Прим. ред.*

3. *Потенциально* любая популяция в состоянии «заполнить землю»; так бы оно и случилось, если бы каждый индивидуум выживал и к тому же производил максимальное число потомков. Но такого не случается: многие особи погибают, не успев произвести потомство, а многие (если не все) размножаются со скоростью, далеко не достигающей максимальной.

4. Разные особи оставляют *различное число потомков.* Это вовсе не сводится к тому, что у различных индивидуумов число потомков в одном помете неодинаково. Подразумевается и вероятность доживания особей до репродуктивного возраста, и число потомков в одном помете, и выживание и размножение этих потомков, и выживание и размножение потомков *следующего* поколения — и так до бесконечности.

5. Наконец, число потомков данного организма зависит — не всецело, не решающим образом — *от исхода взаимодействия между этим организмом и средой.*

В одних условиях индивидуум выживает и размножается, в других — нет. Только в этом весьма приближенном смысле и можно полагать, что природа осуществляет *отбор.* Именно в этом смысле определенные местообитания могут быть названы благоприятными или неблагоприятными, и в этом же смысле одни организмы могут считаться приспособленными, а другие — нет. Поскольку одни особи оставляют больше потомков, чем другие, наследственные свойства популяции могут в ряду поколений изменяться. В этом случае говорят, что имеет место эволюция посредством естественного отбора.

Пожалуй, не лишено смысла утверждение, что особи данного поколения «абаптированы» условиями, в которых жили предыдущие поколения. Условия прошлого — фильтр, через который некоторые сочетания признаков просочились в настоящее; но, видимо, организмы адаптированы («пригнаны») к условиям нынешним лишь постольку, поскольку последние обычно сходны с условиями прошлыми. Термин «приспособление» («адаптация») оставляет ложное впечатление какого-то предсказания, предвидения или по крайней мере замысла. Организмы не предназначены, не адаптированы ни для настоящего, ни для будущего и ни к настоящему, ни к будущему не приспособлены — они являют собою живые следствия собственного прошлого. Они абаптированы своим прошлым.

1.1.2. Приспособленность

Приспособленность — это относительный вклад особей в численность будущих поколений. — Теория естественного отбора не предсказывает совершенства.

Согласно определению, наибольшей приспособленностью обладают те особи популяции, которые оставляют наибольшее

число потомков. На практике это понятие нередко применяется не к отдельной, а к типичной особи или к некоторому типу: например, можно сказать, что улитки с желтыми раковинами лучше приспособлены к обитанию в песчаных дюнах, чем улитки с бурыми раковинами (т. е. первые с большей, нежели вторые, вероятностью выживают и производят более многочисленное потомство).

Приспособленность, однако, понятие не абсолютное, а относительное. Число образованных растением семян или отложенных насекомым яиц не является прямой мерой его приспособленности; не является ею и само по себе *число* произведенных им потомков. Приспособленность индивидуума скорее определяется тем относительным вкладом, который он вносит в численность будущих поколений: наиболее приспособленные особи популяции — те, численность потомства которых наиболее велика *по сравнению* с численностью потомства, оставленного прочими, менее приспособленными особями той же популяции. Особи же, вносящие наибольший относительный вклад в численность производимого популяцией потомства, оказывают и наибольшее влияние на ее наследственные признаки.

Ни одна популяция не в состоянии вместить всех возможных генетических вариантов, которые могли бы существовать, влияя при этом на приспособленность. Из сказанного следует, что естественный отбор навряд ли приведет к возникновению совершенных, «максимально приспособленных» индивидуумов. Он благоприятствует особям, наиболее приспособленным *из числа существующих,* а такой выбор может оказаться весьма и весьма ограниченным. Могущество движущих сил эволюции далеко не беспредельно. Теория Дарвина не предсказывает возникновения совершенства — даже в среде, остающейся из поколения в поколение неизменной. Из нее следует лишь то, что некоторые особи обыкновенно оставляют больше потомков, чем другие, и по этой причине оказывают наибольшее влияние на формирование облика будущих поколений.

Сказанное выше представляет собой основное ограничение, налагаемое на степень приспособленности организмов к условиям существования. Сама суть естественного отбора такова, что организмы достигают приспособленности к среде обитания через состояние «наиболее приспособленных из числа существующих» либо «наиболее приспособленных из числа уже существовавших»: они ни в коем случае не «лучшие из мыслимых». Мы не питаем надежд на отыскание в природе совершенства. Причины этого подробно обсуждаются в работах Джекоба (Jacob, 1977), Гоулда и Левонтина (Gould, Lewontin, 1979) и Харпера (Harper, 1982).

Кроме того, способы приспособления и степень приспособленности организмов к окружающей среде подчиняются и дру-

гим ограничениям и условиям. Некоторые из этих ограничений и условий будут рассмотрены в настоящей главе.

1.2. Исторические факторы

Исключительно важно осознать, что настоящее нередко несет на себе глубокий след геологического прошлого. Наш мир не был создан творцом, перебравшим по очереди все организмы, «испытавшим» их во всевозможных условиях и определившим каждому надлежащее место. Мир устроен так, что современное распространение живых существ можно, хотя бы отчасти, отнести на счет превратностей истории.

1.2.1. Перемещения массивов суши

Географическое распространение крупных нелетающих птиц.

Некоторые загадочные картины расселения организмов по материкам представляются необъяснимыми с точки зрения возможностей перемещения на большие расстояния. Подобные примеры заставили биологов — но прежде всего немецкого геофизика Альфреда Вегенера (Wegener, 1915) — предположить, что перемещаться должны были сами материки. Гипотеза Вегенера с негодованием отвергалась геологами, но лишь до тех пор, пока результаты изучения палеомагнетизма не заставили их прибегнуть к тому же самому объяснению — на первый взгляд фантастическому. Геологов примирила с биологами концепция подвижных тектонических плит земной коры, из коей следует и подвижность материков (рис. 1.1). Итак, покуда в растительном и животном царствах происходили крупные эволюционные события, популяции рассекались на отдельные части, а массивы суши пересекали целые климатические пояса.

Рис. 1.2 иллюстрирует один поучительный пример распространения большой группы крупных нелетающих птиц. Их распространение поддается осмыслению лишь в свете гипотезы «мобилизма». Утверждения о том, что эму и казуары занимают свои ареалы потому, что наилучшим образом соответствуют условиям Австралии, а нанду и тинаму — потому, что именно *они* лучше всего приспособлены к условиям Южной Америки, были бы безосновательны. Каждая из этих групп возникла и развивалась в пределах своего континента и «абаптирована» своим тамошним прошлым, но образование их изолированных и отдаленных один от другого ареалов целиком предопределено доисторическими перемещениями материков. Эти перемещения повлекли за собой невозможность попадания одних нелетающих птиц в места обитания других.

1.2.2. Изменения климата

Разорванные ареалы и «нунатаки». — Постепенное изменение в распространении древесных пород со времени последнего оледенения. — Современное межледниковое восстановление — последнее из многих. — Изменения климата в тропиках.

Климат изменялся намного быстрее, чем передвигались массивы суши, и в современной картине географического распространения организмов многое отражает определенные фазы восстановления, происходящего после климатических сдвигов. Для объяснения того, как возникли ареалы тех или иных видов, сведения об исторических изменениях климата необходимы в той же мере, что и представления о приспособленности организмов к современным условиям обитания. В роли исторического фактора в таких случаях выступают, в частности, плейстоценовые оледенения.

Классические примеры видовых ареалов, для истолкования которых может понадобиться привлечение исторических обстоятельств, — это состоящие из одного или нескольких небольших обособленных участков ареалы ряда холодоустойчивых, зачастую высокоспециализированных цветковых растений арктоальпийских флор Северной Америки и севера Европы. Многие из таких растений встречаются в одном-единственном месте, другие населяют два или несколько причудливо разбросанных обособленных «пятен» (т. е. имеют разорванные ареалы — бицентрические или полицентрические). Типичным примером может служить бицентрическое распространение одноцветкового колокольчика (*Campanula uniflora*) в Норвегии (рис. 1.3).

Согласно одной точке зрения, отдельные части таких ареалов соответствуют областям, пригодным для произрастания растений данного вида и предоставляющим необходимые для них особые, неповторимые условия. Полагают, что диаспоры таких растений попали в эти области, преодолев промежуточные, непригодные для произрастания, пространства. Согласно этой гипотезе, возможно существование и других областей, где эти растения могли бы прочно обосноваться, но куда они еще не попали. Действительно, растения многих видов с необычными ареалами приурочены либо к островкам известковых почв, либо к определенным температурным условиям (см. рис. 1.3), но так бывает не всегда.

Другая точка зрения состоит в том, что современные ареалы — это реликты, т. е. остатки ареалов популяций, некогда распространенных более широко. Когда с севера наступал ледниковый щит, некоторые высокоширотные области оставались свободными ото льда (хотя и они сильно промерзали). В этих неоледеневших областях (по-эскимосски — «нунатаках») сохранились популяции некоторых растений, а когда ледник отступил,

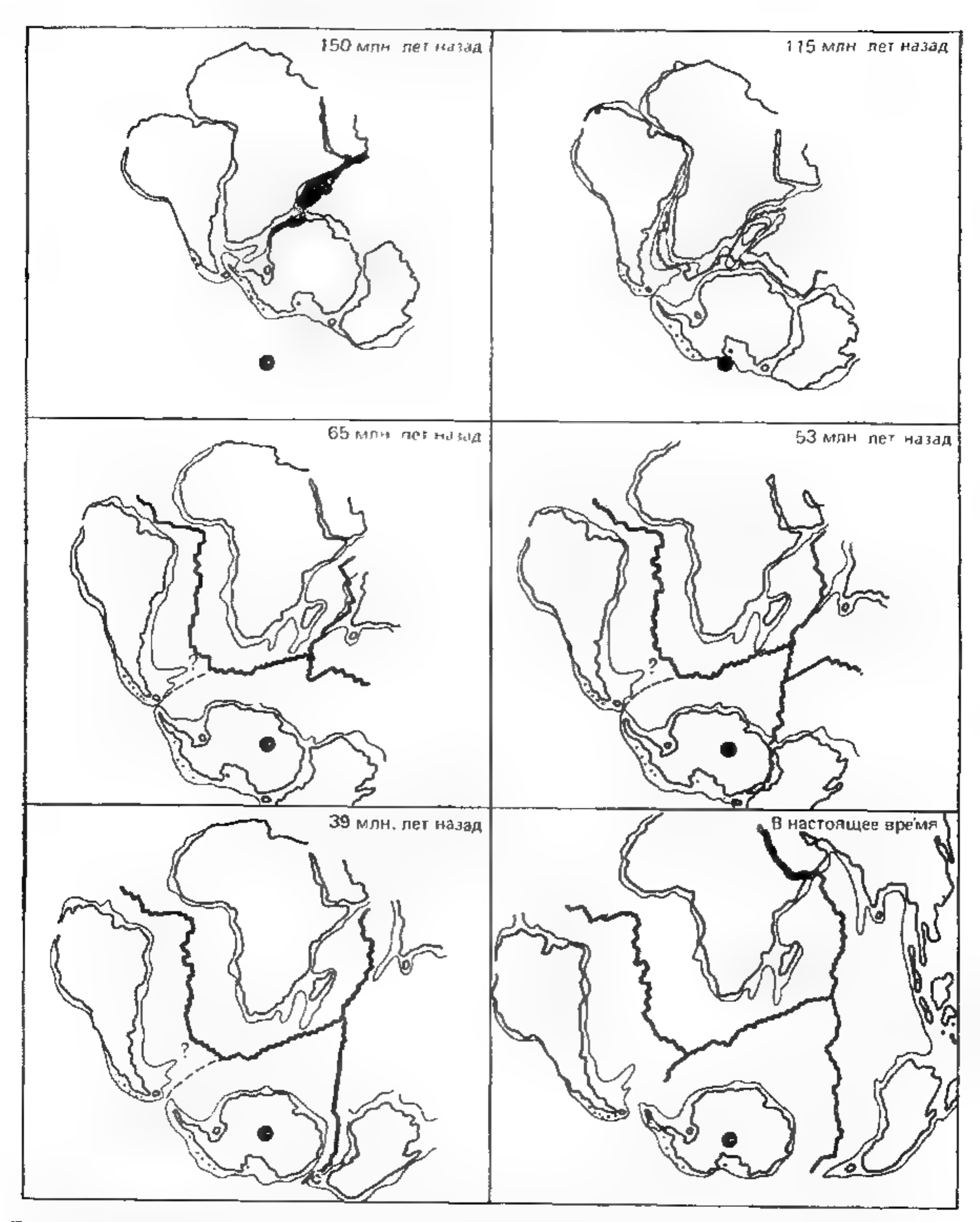


Рис. 1.1. Реконструкция последовательных стадий раскола сверхматерика Гондвана. Показано отделение южных континентов и образование Южной Атлантики и Индийского океана. (По Norton, Sclater, 1979.)

они так и остались в своих уединенных твердынях. Можно найти и геологические свидетельства, подтверждающие эту точку зрения; они, правда, не вполне убедительны. Имеются также интереснейшие сведения о приуроченности распространения некоторых нелетающих жуков к предполагаемым нунатакам, что является доводом в пользу «реликтовой» гипотезы. [Обзор такого рода данных приведен Айвсом (Ives, 1974).]

Африканский страус

Тинаму

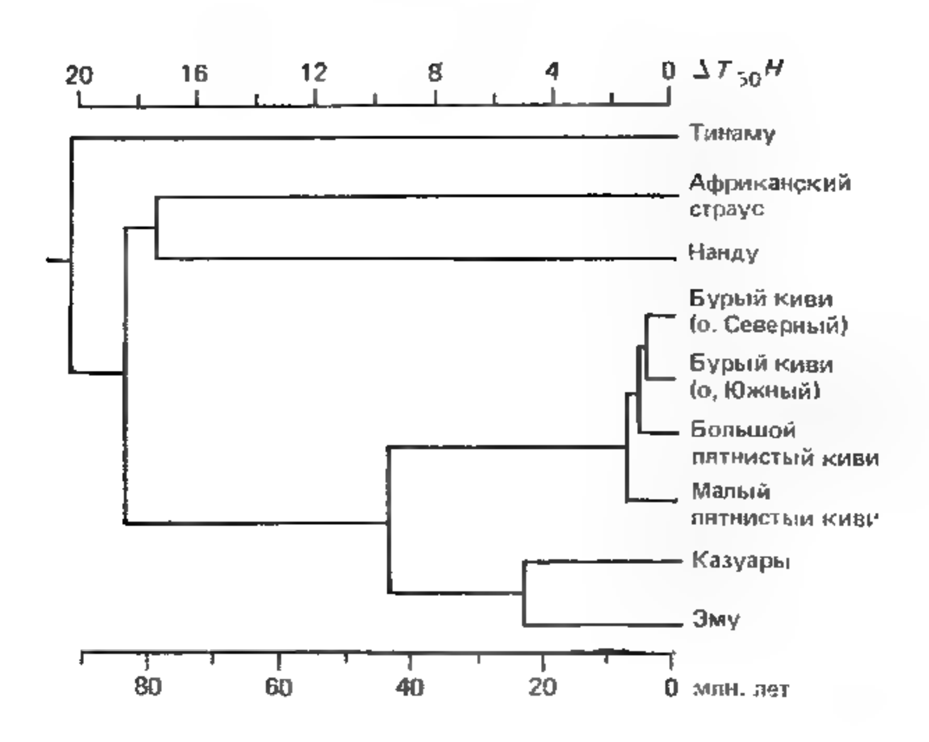
Киви

Нанду

Казуар

Эму

Б



Впрочем, спор о нунатаках — это лишь небольшая часть гораздо более широкой дискуссии между теми, кто считает, что современное распространение организмов отражает их соответствие современным условиям существования, и теми, кто считает, что многое в распространении представляет собой наследие прошлого. С усовершенствованием методов поиска, анализа и датирования биологических остатков (особую роль при этом играет анализ ископаемой пыльцы) размах климатических и биотических сдвигов, происходивших на протяжении последних 2 млн. лет (т. е. в плейстоцене), только начинает приоткрываться. Эти новые методы позволяют все чаще и все с большей уверенностью устанавливать, что именно в современной картине географического распространения организмов связано с узкой специализацией по отношению к нынешним условиям их местообитаний, а что являет собой отпечаток прошедшего.

Результаты измерения содержания изотопов кислорода в кернах пород океанического дна указывают, что в плейстоцене могло быть до 16 циклов оледенения, каждый из которых продолжался примерно 125 тыс. лет (рис. 1.4). Вопреки распространенному мнению, складывается впечатление, что каждое оледенение могло затягиваться на целых 50 и даже 100 тыс. лет и что оледенения перемежались непродолжительными периодами в 10—20 тыс. лет, когда температуры поднимались до современных значений или несколько выше. Если такой временной масштаб соответствует истине, то необычен не древний, а современный животный и растительный мир — ведь он сложился к концу одного из нечастых катастрофических потеплений!

На рис. 1.5 показана скорость изменения послеледникового растительного покрова окрестностей оз. Роджерс (шт. Коннектикут) за последние 14 тыс. лет по данным пыльцевого анали-

Рис. 1.2. *А.* Географическое распространение и степень родства крупных нелетающих птиц можно хотя бы отчасти объяснить дрейфом материков (см. рис. 1.1). *Б.* Степень родства определялась методом гибридизации ДНК. Метод состоит в следующем. При нагревании двухцепочечная спираль молекулы ДНК распадается на две отдельные цепи. Цепи ДНК различных видов можно затем соединить и вновь разделить с помощью нагревания. Чем выше сходство между цепями, тем более высокая температура ($\Delta T_{50}H$) необходима для их разделения. Таким образом, эта температура является мерой степени родства двух видов и давности дивергенции. Прежде всего произошла дивергенция линий тинаму и бескилевых птиц. Очередность более поздней дивергенции хорошо согласуется с хронологией раскола Гондваны и последовавшего за ним дрейфа материков (рис. 1.1). Последовательность основных событий такова: 1) отделение Австралии от остальных южных континентов; 2) расхождение Африки и Южной Америки и образование между ними Южной Атлантики; 3) возникновение примерно 80 млн. лет назад Тасманова моря; после этого около 40 млн. лет назад, по-видимому, последовало переселение в Новую Зеландию предков киви. Скорее всего они преодолели Тасманово море, перебираясь с острова на остров. Дивергенция различных видов киви произошла, судя по всему, совсем недавно. (По Diamond, 1983; использованы данные Sibley и Ahlquist.)

за. Виды деревьев, пыльца которых преобладает в соответствующих пыльцевых профилях, появлялись поочередно: первой была ель, последним — каштан. Каждый последующий вселенец удлинял список видов, число которых неуклонно возрастало на протяжении всех 14 тыс. лет. Подобная картина складывается и при изучении пыльцевых профилей донных отложений европейских озер.

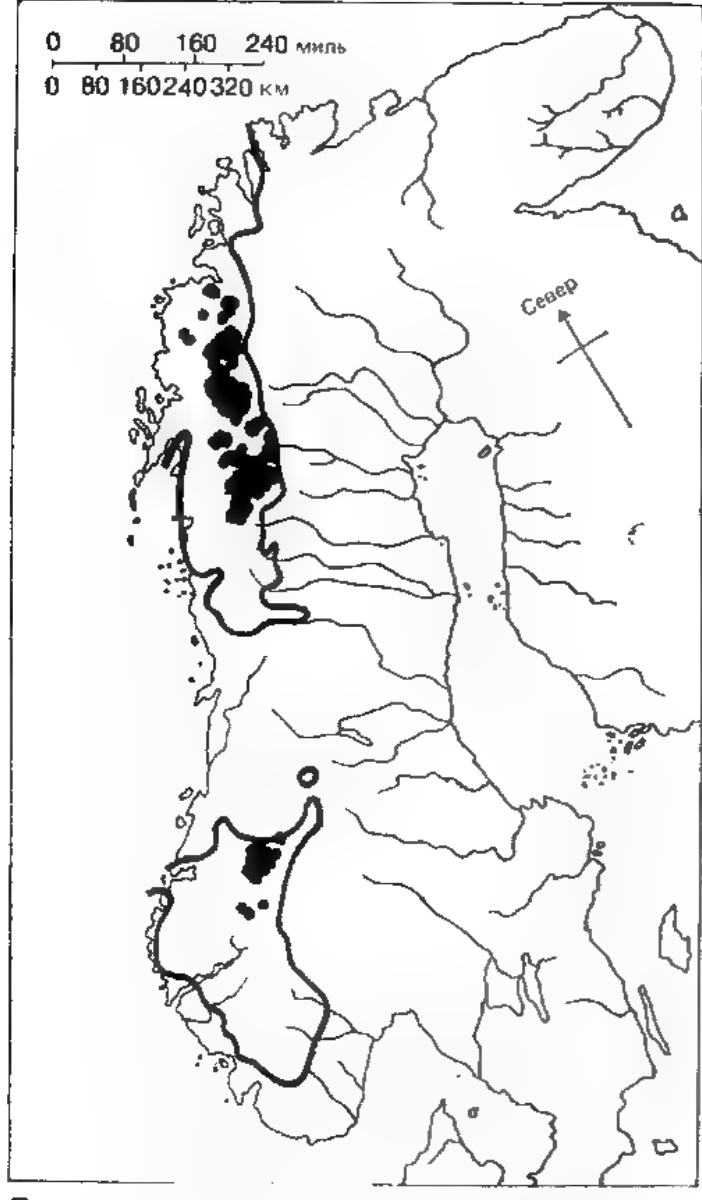


Рис. 1.3. Распространение одноцветкового колокольчика *Campanula uniflora* Норвегии — пример бицентрического распространения. Жирными линиями обозначены изотермы; они соединяют точки, в которых среднее значение максимальных летних температур воздуха составляет 22 °С. (По Ives, 1974.)

С ростом числа расшифрованных «пыльцевых летописей» стало возможно не только составить представление о динамике растительного покрова в данном месте, но и приступить к картированию перемещений различных видов растений по мере их распространения по материкам. Выясняется, что различные виды продвигались с различными скоростями, и при этом не обязательно в одном и том же направлении. Равновесие растительных сообществ тем временем сдвигалось, состав их изменялся, и изменения эти почти наверняка продолжаются по сей день.

В Северной Америке первым из «захватчиков», устремившихся вслед за отступавшим ледником, была ель; за нею последовала смолистая сосна, в течение нескольких тысячелетий продвигавшаяся на север со скоростью 350—500 м в год. Веймутова сосна «двинулась» примерно тысячелетием позже — одновременно с дубом. К числу расторопных переселенцев принадлежала и тсуга; она распространялась со скоростью 200—300 м в год и появилась в большинстве изученных точек примерно через тысячу лет после веймутовой сосны. Каштан продвигался

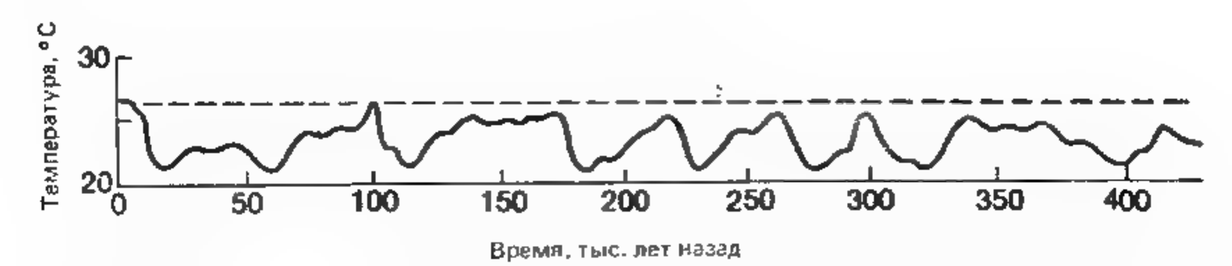


Рис. 1.4. Примерная динамика температуры в течение последовательных циклов оледенения, пришедшихся на последние 400 тыс. лет. Оценки температур получены путем сравнения соотношений изотопов кислорода в ископаемых остатках организмов, извлеченных из кернов донных отложений Карибского моря. Штриховая линия соответствует температуре, имевшей место 10 тыс. лет назад — в начале современного потепления. Кривая показывает, что теплые межледниковья, подобные современному, по-видимому, случались редко и что в течение большой части прошедших 400 тыс. лет господствовал ледниковый климат. (По Emiliani, 1966; Davis, 1976.)

медленно (100 м в год), но, добравшись до новых мест, становился доминантным видом; на Аллеганах он появился приблизительно за 3000 лет до того, как достиг Коннектикута. (Для растения с тяжелыми семенами и с длительной фазой ювенильного роста, предшествующей их образованию, продвижение даже на 100 м в год представляется замечательно быстрым). Во время отступления ледника скорость заселения некоторыми растениями возникавших местообитаний, возможно, лимитировалась скоростью распространения их семян.

Столь же надежными летописями послеледникового расселения животных, связанного с изменениями лесного покрова, мы не располагаем; но по крайней мере не вызывает сомнений то, что многие животные не могли расселяться быстрее тех деревьев, частями которых они питались. Вероятно, некоторые животные все еще пребывают в погоне за отошедшим к северу лесом.

Видовой состав лесов умеренных широт Северного полушария непрерывно изменялся в течение прошедших 10 000 лет и продолжает изменяться в настоящее время. Скорость этого изменения, по-видимому, лимитируется скоростями распространения основных лесообразующих пород. Согласно замечанию Девиса (Davis, 1976), то обстоятельство, что «...даже в конце голоценового (т. е. современного) межледниковья заселение освобожденных ледником пространств лесными древовидными растениями все еще происходит, свидетельствует о том, что продолжительность типичной межледниковой эпохи слишком мала для достижения флористического равновесия».

Об истории растительности предыдущих межледниковых эпох известно очень немного, но можно предположить, что она неоднократно повторяла что-то из того, что выяснено из позднейших пыльцевых летописей. Те видовые популяции, которые при наступлении ледника отступали слишком медленно (а наступал ледник быстрее, чем отходил), по-видимому, вымирали; быть может, некоторые из них выживали в нунатаках. Выжив-

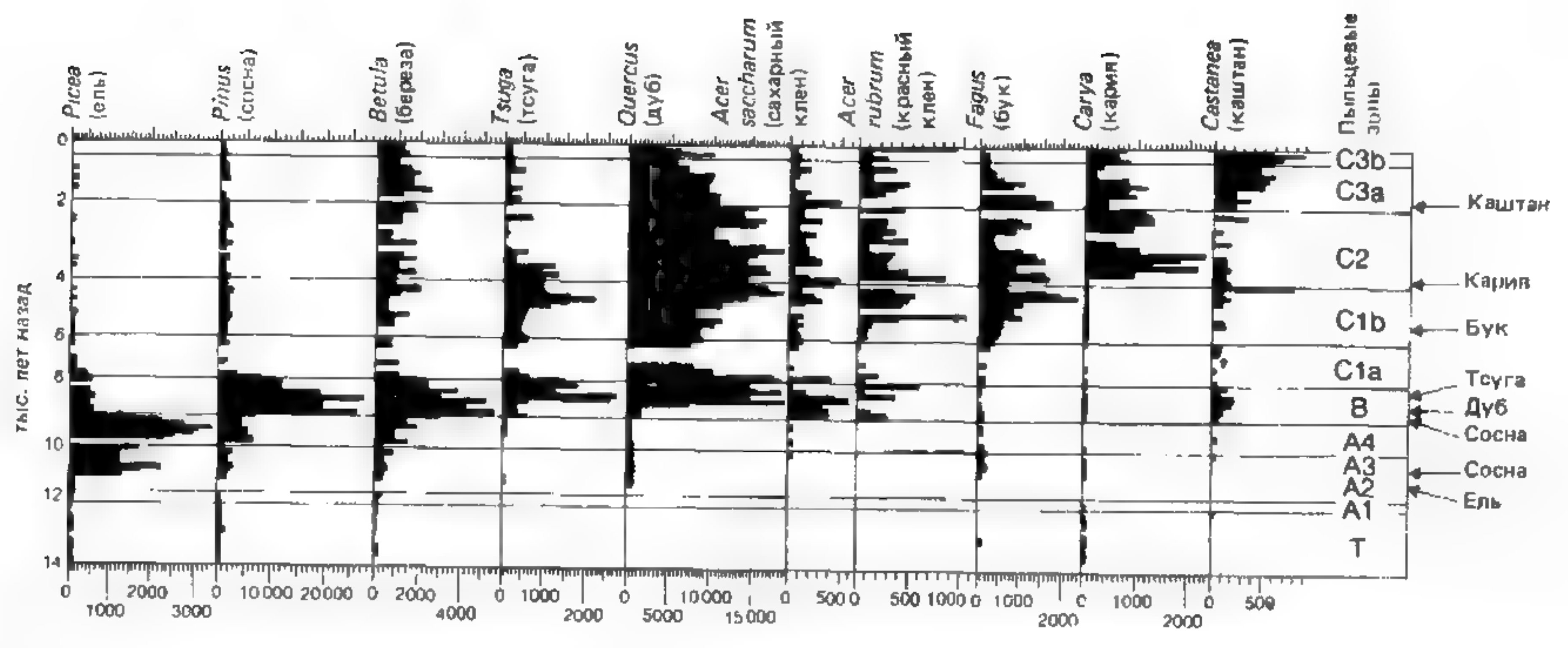


Рис. 1.5. Пыльцевые профили донных отложений оз. Роджерс (шт. Коннектикут), охватывающие конец последнего оледенения и всю послеледниковую эпоху вплоть до настоящего времени. Справа указаны примерные даты появления каждого из видов на территории Коннектикута. (По Davis et al., 1973)

шие и известные нам сегодня популяции — это просто-напросто те популяции, которые были в состоянии поспеть за чередовавшимися циклами оледенения и отступления ледника либо пережить эти циклы. Более того, нет никаких оснований полагать, будто генетическая структура тех видов, которые все эти переселения все-таки перенесли, осталась неизменной. Мы знаем, например, что при искусственном отборе на холодоустойчивость в лабораторных популяциях как растений, так и животных можно добиться очень быстрых сдвигов. Можно предполагать, в частности, что в результате очередного переселения каждый вид подвергался воздействию отбора на повышенную скорость освоения новых территорий. Сообщества умеренных широт эфемерны и подвержены постоянному риску; они непрестанно изменяются сообразно изменениям условий существования. На то, чтобы стать иными, у них никогда не было времени.

По полноте сведений об изменениях климата тропики намного уступают умеренной зоне. По этой причине возникает соблазн предположить, что в те времена, когда умеренные широты находились во власти драматических перемен климата и ледниковых вторжений, тропики пребывали в том же состоянии, что и ныне. Такое предположение почти наверняка ошибочно. Напротив, складывается картина изменений растительного покрова, параллельных тем, что происходили в умеренном поясе: в более теплые и влажные периоды площадь тропических лесов возрастала, а в периоды более прохладные и засушливые, когда преобладала саванна, — сокращалась. В современном распространении как растений, так и животных содержатся указания на то, какое положение занимали некогда эти «острова тропического леса, окруженные морем саванны» (рис. 1.6).

1.2.3. Особенности животного и растительного мира островов

Островная изоляция благоприятствует процессу образования новых видов и ускоряет его. — Узорчатокрылые дрозофилы Гавайских островов. — Дарвиновы вьюрки Галапагосских островов.

Фауна и флора островов (будь они окружены водами океана или «морем» отличающейся растительности) обладают несколькими особенностями, отличающими их от фауны и флоры материков. Особенности эти вразумительно и достаточно подробно обсуждаются в книге Уильямсона (Williamson, 1981); затрагиваются они и в некоторых главах настоящей книги, особенно в гл. 20. Применительно же к вопросам, обсуждаемым в настоящей главе, особенности островных биот поясняют три важных взаимосвязанных положения, а именно: 1) в соответствии между организмом и средой присутствует историческая со-

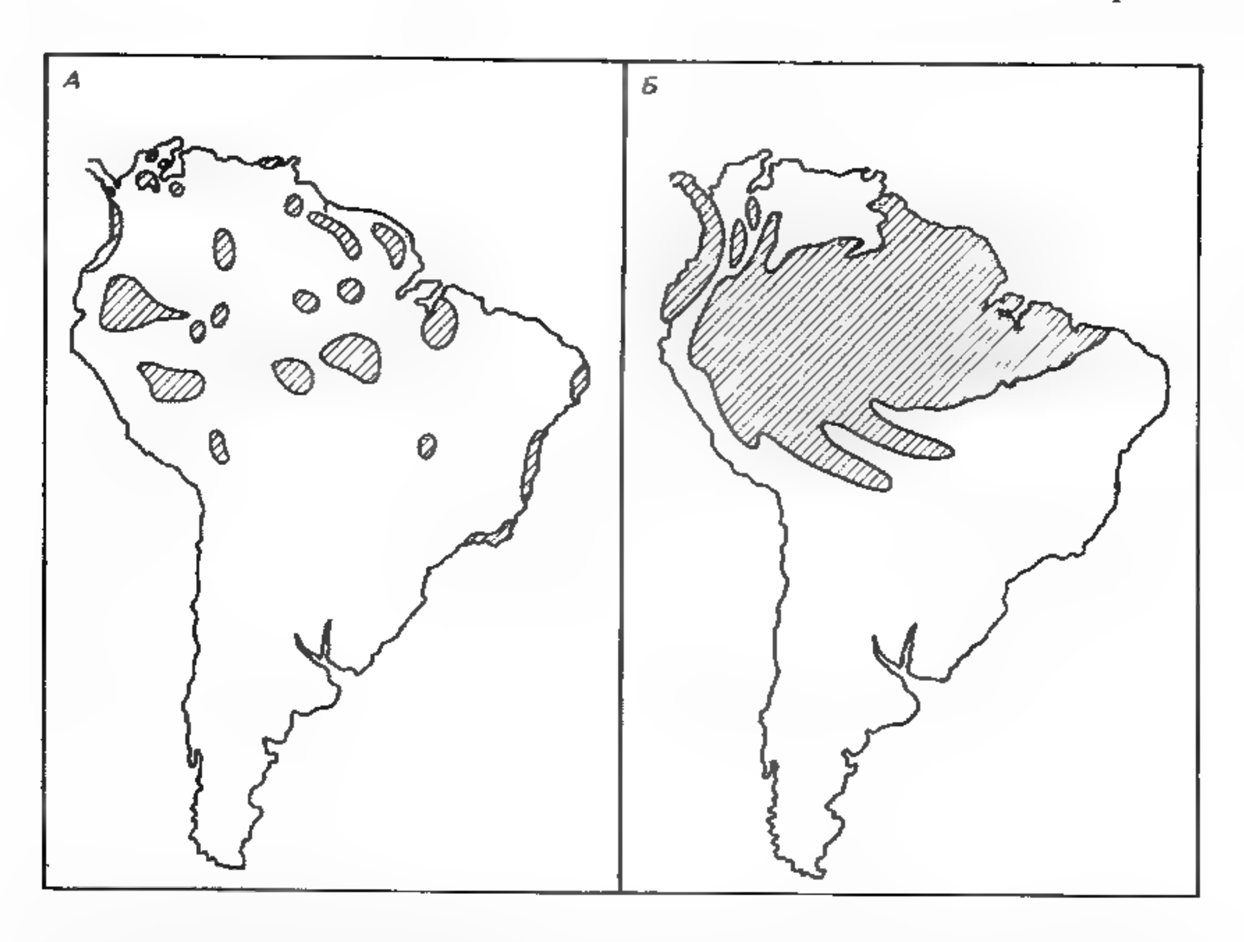


Рис. 1.6. *А.* Примерное распространение тропических лесов в Южной Америке на пике последнего оледенения. *Б.* Их современное распространение. (По рисункам Simberloff, 1983; Pielou, 1979.)

ставляющая; 2) вариант «совершенного организма», соответствующий данному типу условий существования, не обязательно является единственным; 3) естественный отбор, воздействуя на совершенно различные организмы, способен приводить их в соответствие с однотипными условиями обитания.

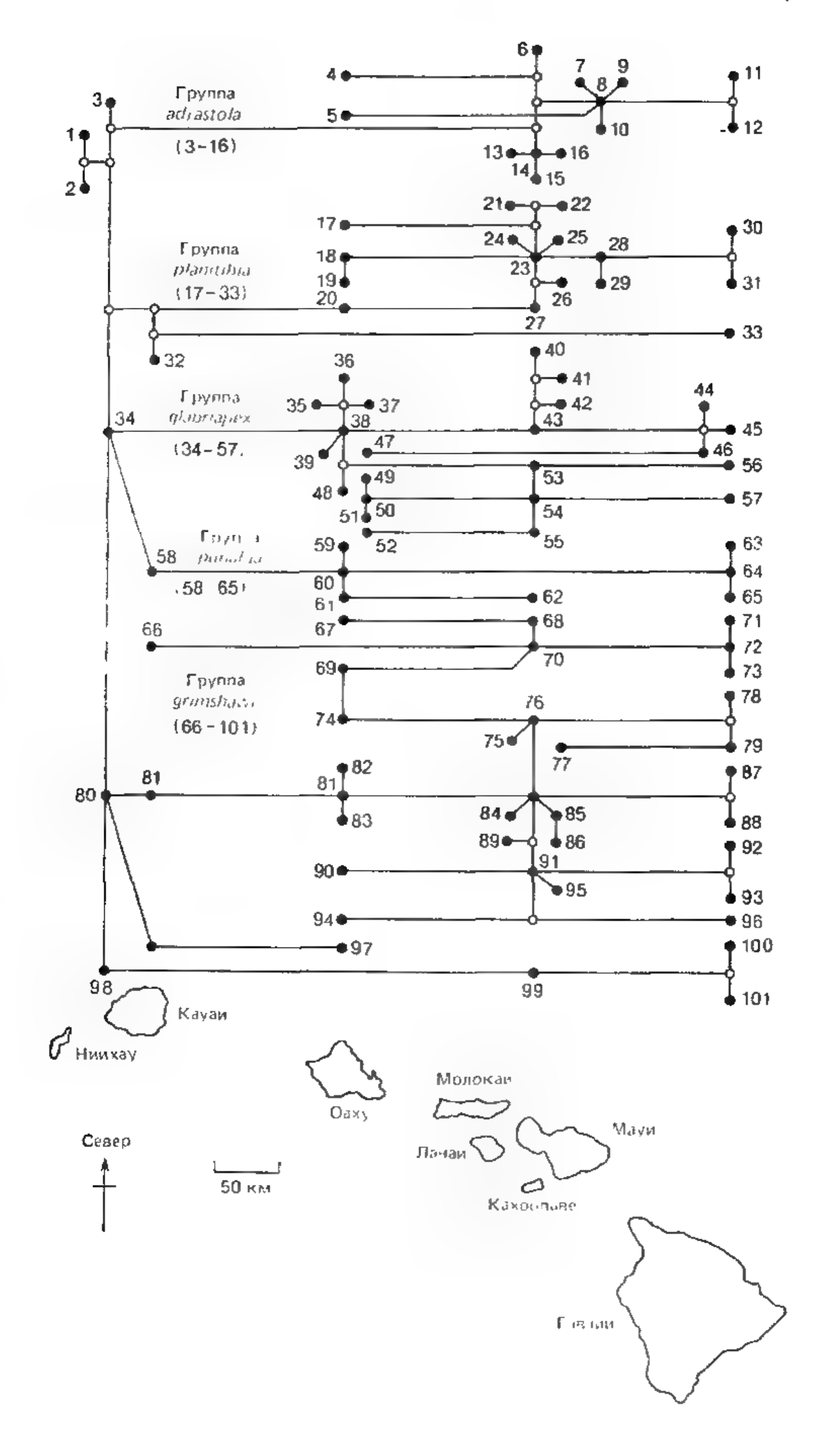
Попросту говоря, фауна и флора островов обладают двумя отличительными чертами: на островах меньше видов, чем на сравнимых материковых участках тех же размеров; кроме того, многие из островных видов слегка или даже существенно отличаются от видов, населяющих ближайший сравнимый участок материка. Основных причин тому две. Во-первых, фауна и флора острова ограничены формами, предки которых сумели до этого острова добраться; сила этого ограничения, конечно, определяется удаленностью острова от материка или от других островов и различна для разных групп организмов в зависимости от присущей этим организмам способности к расселению. Во-вторых, из-за той же самой обособленности скорость эволюционного преобразования островной популяции может оказаться достаточной для того, чтобы преодолеть последствия обмена генетическим материалом с родительской популяцией на материке.

Растолкуем второй пункт более обстоятельно. Биологи признают организмы принадлежащими к одному и тому же виду,

если эти организмы способны скрещиваться, свободно обмениваясь при этом генетическим материалом и производя плодовитое потомство. Такой обмен генами (как, впрочем, и перетасовка генов в результате рекомбинации) способствует сглаживанию генетической неоднородности популяции. Напротив, репродуктивная изоляция (например, подобная той, что существует между островной и материковой популяциями) обычно создает предпосылки эволюционного становления более локализованных, сугубо местных соответствий между организмами и средой. Действительно, репродуктивная изоляция — это, по-видимому, существенный шаг на пути к расщеплению единого предкового вида животных на два. Это обстоятельство, вне всякого сомнения, очень многое дает для понимания того, почему на островах много эндемичных видов, а также особых «рас» или «подвидов», отличающихся от материковых форм, но не настолько, чтобы именоваться отдельными видами.

Один из ярчайших примеров островного видообразования являют плодовые мухи рода *Drosophila,* населяющие Гавайские острова. Этот же пример, несомненно, наилучшим образом изучен в генетическом отношении. Гавайская островная цепь — вулканического происхождения (рис. 1.7); она формировалась постепенно в течение последних 40 млн. лет по мере того, как центральная часть Тихоокеанской литосферной плиты, понемногу сдвигаясь в северо-западном направлении, проходила над магматическим очагом (таким образом, о. Ниихау — древнейший из Гавайских островов, а сам о. Гавайи — самый молодой). Разнообразие гавайских дрозофил поразительно: во всем мире, по-видимому, насчитывается около 1500 видов рода *Drosophila,* но из них по меньшей мере 500 встречаются исключительно на Гавайских островах. Такое многообразие, видимо, хотя бы отчасти объясняется тем, что Гавайи изобилуют «островами на островах»: во многих местах потоки лавы отгородили участки растительности (такие изоляты называются «кипука»).

Особый интерес представляют примерно 100 видов «узорчатокрылых» дрозофил. Генеалогические связи этих мух можно проследить, изучая поперечную исчерченность гигантских хромосом в клетках слюнных желез их личинок. Соответствующее «эволюционное древо» изображено на рис. 1.7; каждый из видов указан над изображением того острова, на котором он встречается (видов, встречающихся более чем на одном острове, только два). Историческая составляющая в том, «кто где живет», налицо: более древние виды населяют и более древние острова, а по мере образования новых островов до них добирались немногие переселенцы, дававшие начало новым видам. По крайней мере некоторые из этих видов, судя по всему, соответствуют тем же самым условиям существования, каким на других островах соответствуют другие виды. Примером могут



Группа
adiastola
(3–16)
Группа
planitibia
(17–33)
Группа
glabriapex
(34–57)
Группа
(58–65)
Группа
grimshawi
(66–101)
Кауаи
Ниихау
Оаху
Молокаи
Мауи
Ланаи
Кахоолаве
Север
50 км

служить два близкородственных вида — *D. adiastola* (вид 8) и *D. setosimentum* (вид 11): первый встречается только на о. Мауи, а второй — только на о. Гавайи, но условия, в которых они обитают, явно идентичны (Heed, 1968). Замечательнее всего, конечно, то, какую важную роль изоляция, сопровождаемая естественным отбором, играет в образовании новых видов (и, таким образом, новых соответствий между организмами и средой).

Известнейший пример островной эволюции и островного видообразования — знаменитые дарвиновы вьюрки Галапагосских островов (Lack, 1947; Williamson, 1981). 13 видов вьюрков составляют примерно 40% общего числа видов птиц, населяющих острова. Вьюрки занимают самые разнообразные местообитания и потребляют самую разнообразную пищу (рис. 1.8); все они, однако, состоят в близком родстве и скорее всего произошли от какого-то общего предка, напоминавшего современного вьюрка, обитающего на о. Кокос. На обособленных Галапагосских островах естественный отбор воздействовал на тот материал, какому суждено было туда попасть, и приводил к возникновению организмов, сответствующих таким условиям, каким в других местах соответствуют организмы совершенно иных видов.

1.3. Конвергенция и параллелизм

Плоды и крупные хищники демонстрируют конвергентную эволюцию. — Сумчатые и плацентарные млекопитающие демонстрируют параллельную эволюцию. — Демонстрируют ли мегафиты конвергентную эволюцию? — Принадлежность к одной и той же гильдии вовсе не означает внешнего сходства.

Соответствие между организмами и средой нередко проявляется в сходстве строения и образа жизни организмов, обитающих в сходных условиях, но принадлежащих к различным филетическим линиям (т. е. к различным ветвям эволюционного древа). Явления подобного сходства к тому же способст-

Рис. 1.7. Эволюционное генеалогическое древо узорчатокрылых *Drosophila* Гавайских о-вов. Родственные отношения между видами прослежены путем изучения поперечной исчерченности хромосом. Самые древние виды — *D primaeva* (вид 1) и *D. attigua* (вид 2); они встречаются лишь на древнейшем из заселенных дрозофилами островов (Ниихау). Эти виды, как и все прочие из числа ныне существующих, обозначены черными кружками; виды гипотетические, существование которых в прошлом приходится допустить для установления связей между видами ныне существующими, обозначены белыми кружками. Обозначение каждого вида помещено над тем островом (или островами), где он встречается (при этом острова Молокаи, Ланаи и Мауи объединены в одну общую группу). На островах Ниихау и Кахоолаве дрозофил нет. (По Carson, Kaneshiro, 1976; Williamson, 1981.) Первый вселенец из рода *Drosophila*, по-видимому, достиг Гавайского архипелага 40 млн. лет назад — тогда, когда ни одного из теперешних островов еще не существовало (Beverly, Wilson, 1985).

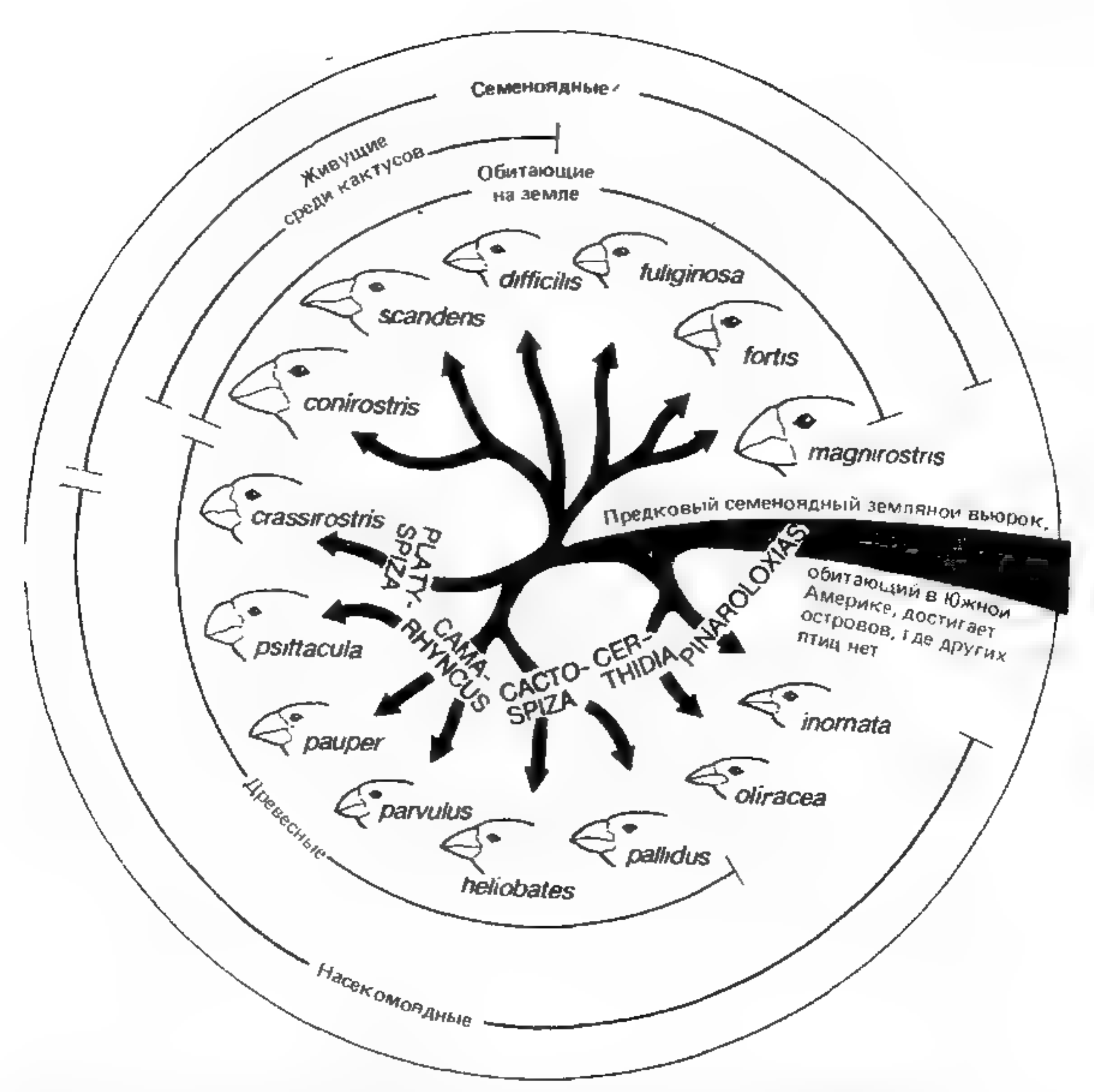
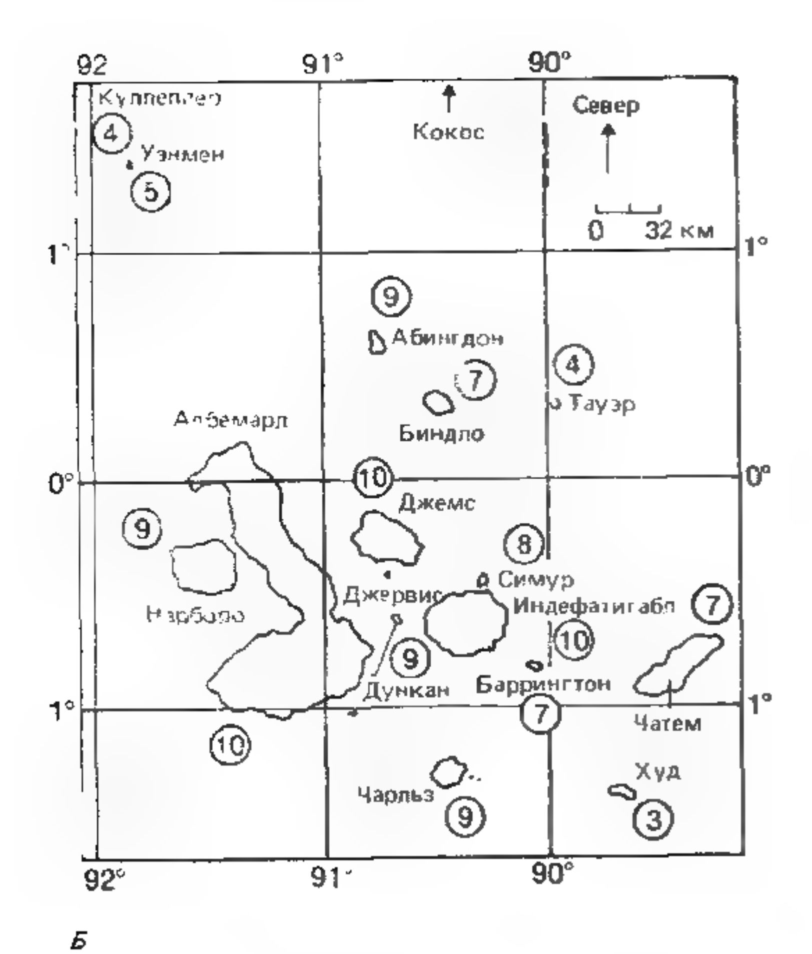


Рис. 1.8. *А*. Дарвиновы вьюрки поедают самую разнообразную пищу и населяют самые разнообразные местообитания; столь же разнообразны по своей форме, несмотря на близкое родство их обладателей, и клювы вьюрков. *Б*. Распространение различных видов вьюрков на Галапагосских о-вах (включая о. Кокос). На карте указано число видов, встречающихся на каждом из островов. Таблица содержит сведения о расселении каждого из видов по островам; подвиды, входящие в состав каждого данного вида, обозначены различными буквами. (По Lack, 1969a. Названия островов — по Harris, 1973a.) (В головке таблицы (3-я колонка) следует читать: «Периферические острова «средних размеров», а в перечне островов: «Уэнмен».)

вуют опровержению представления о том, будто каждому типу среды обитания соответствует один и только один вариант «совершенного организма». Свидетельства возникновения сходства особенно убедительны, когда соответствующие филетические линии удалены, а сходными функциями наделены структуры совершенно различного эволюционного происхождеиия, т. е. структуры *аналогичные* (сходные по внешнему строению или функции), а не *гомологичные* (произошедшие от одних и тех же структур, имевшихся у общих предков). Когда наблюдается такое явление, мы говорим о *конвергентной эволюции*.



Б

	Крупные острова центральной части архипелага				Мелкие острова центральной части архипелага				Периферические острова средних				Мелкие периферические острова			
	Джемс	Санта-Крус	Исабела	Фернандина	Джервис	Симур	Дункан	Баррингтон	Пинта	Марчена	Сан-Кристобаль	Флореана	Кулпеппер	Уэнмен	Тауэр	Худ
Geospiza																
magnirostris	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	—	B	—	A	A	—
fortis	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	—	—		—
fuliginosa	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	—	—	—	A
difficilis	A	A	A	A	—	—	—	—	B	—	—	C	D	D	B	—
scandens	A	B	B	—	A	B	[illegible]	B	C	D	E	B	—	—	—	—
conirostris		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	A	B	B	C
Platyspiza																
crassirostris	A	A	A	A	A	-	A	—	A	A	A	A	—	—	—	—
Camarhynchus																
psittacula	A	A	B	B	A	A	A–B	A	C	C	—	A	—	—	—	—
pauper	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	A	—	—	—	—
parvulus	A	A	A	A	A	A	A	A	A	—	B	A		—	—	—
(Cactospiza)																
pallidus	A	A	B	B	A	A	A	—	—	—	C		—	—	—	—
heliobates	—	—	A	A	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Certhidea																
olivacea	A	A	A	A	A	A	A	B	C	C	D	E	F	F	G	H
Число постоянно встречающихся видов	10	10	11	10	9	8	9	6	9	7	7	10	3	3–4	4	3

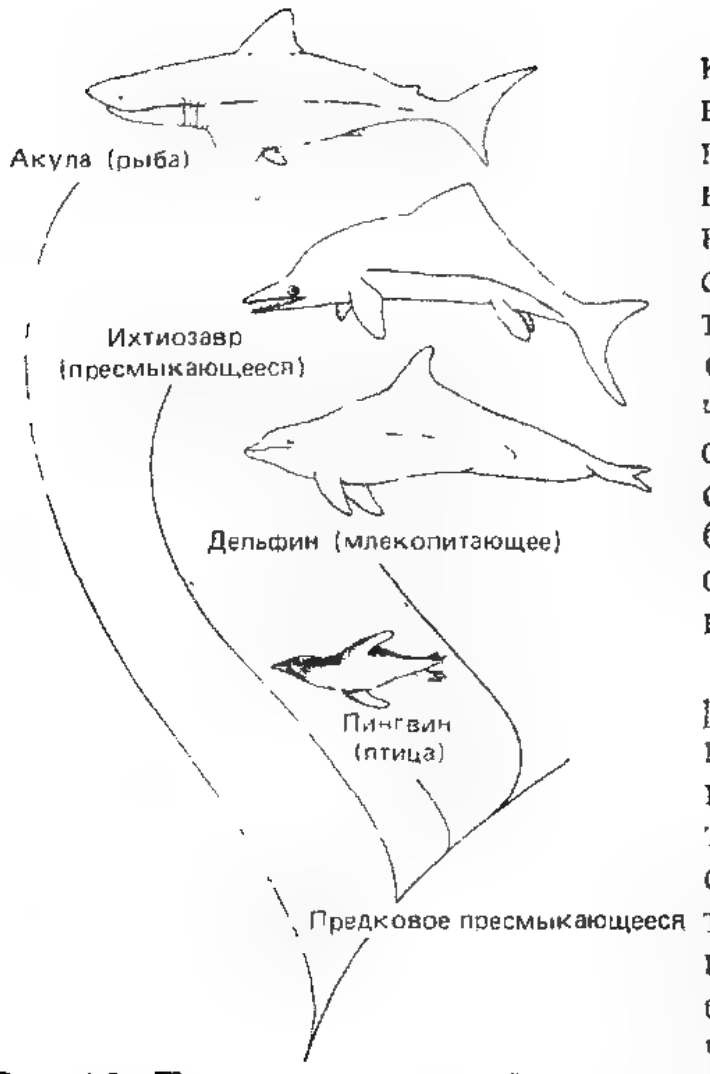


Рис. 1.9. Пример конвергентной эволюции: сходство внешнего строения тела крупных морских хищников, представляющих различные генеалогические линии животного царства. (По Hildebrand, 1974, и др.)

Крупные водные хищники возникли в четырех совершенно различных группах: среди рыб, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Сходство внешнего строения тем более замечательно (рис. 1.9), что оно скрывает глубокие различия внутреннего строения и обмена веществ, свидетельствующие о столь же глубоких различиях эволюционной истории изображенных организмов.

Семена многих высших растений распространяются птицами. Птиц привлекает наличие мясистой сахаристой ткани, которую они поедают и переваривают. В ткань эту погружены семена, защищенные толстыми оболочками; они проходят через пищеварительный тракт неповрежденными, а иногда пребывание в нем даже стимулирует их прорастание. У различных представителей растительного царства мякоть плодов ведет свое происхождение от совершенно разных структур. Ряд примеров приведен на рис. 1.10. Многие из изображенных растений принадлежат к далеко отстоящим друг от друга филогенетическим линиям, например тисс — голосеменное растение, а все остальные — покрытосеменные. Впрочем, даже в пределах одного лишь семейства розоцветных для образования привлекательной мясистой оболочки семени «задействованы» весьма разнообразные структуры. Земляника, яблоня, персик — все они образуют привлекательную для птиц мякоть и (или) защищают свои семена совершенно различными способами.

Приводя эти примеры (а существует и множество других), мы можем утверждать, что в результате действия однонаправленных селективных сил одно и то же свойство достигалось с совершенно различных стартовых эволюционных позиций. Существует и другой, вполне сопоставимый с первым, ряд примеров. Примеры этого ряда можно использовать для демонстра-

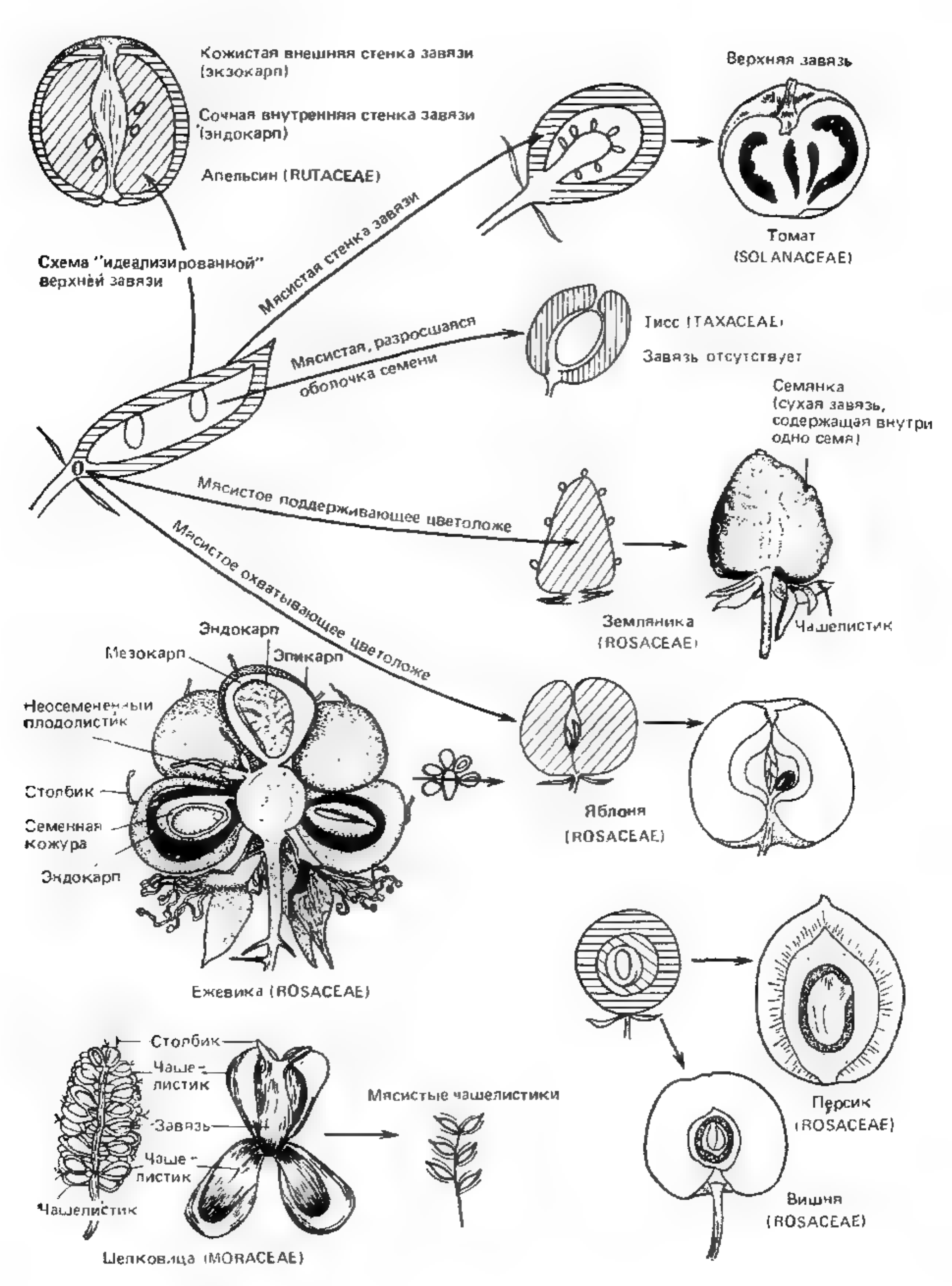


Рис. 1.10. Наблюдаемая в различных группах высших растений конвергентная эволюция сочных плодов на основе различных морфологических образований. Гомологичные ткани заштрихованы одинаково.

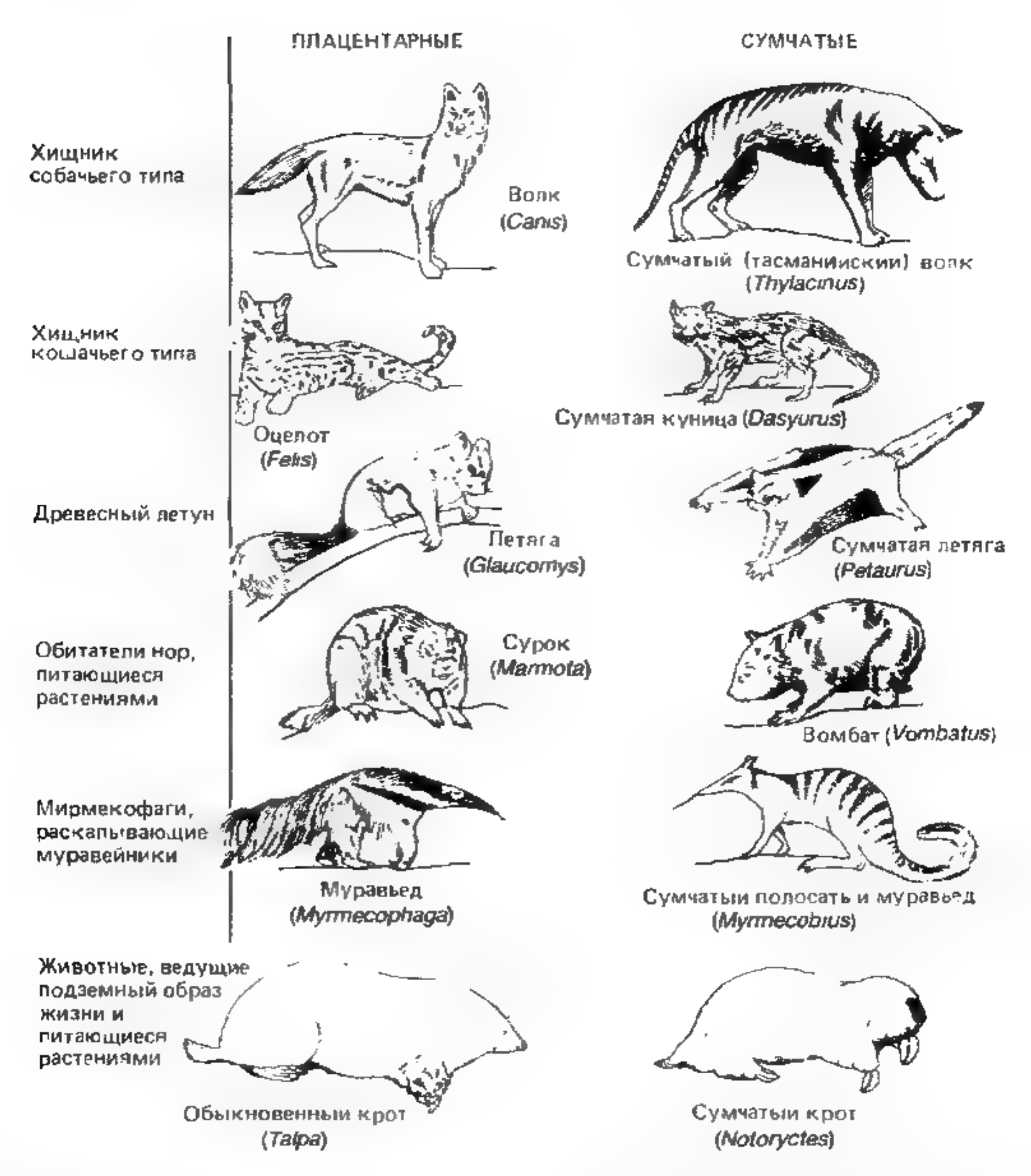


Рис. 1.11. Параллельная эволюция сумчатых и плацентарных млекопитающих. Животные сопоставляемых видов напоминают друг друга как по внешнему виду, так и по особенностям образа жизни.

ции параллелей эволюционной истории филогенетически *родственных* групп, породивших разнообразные формы уже после того, как они разошлись.

Классический пример такого рода *параллельной эволюции* — адаптивная радиация плацентарных и сумчатых млекопитающих. Сумчатые попали в Австралию в меловой период (около 90 млн. лет назад), когда единственными обитавшими там млекопитающими были представители своеобразной группы однопроходных, или яйцекладущих (в настоящее время представленной лишь ехидной и утконосом). Затем в эволюции их последовало возникновение множества форм (радиация), во многих отношениях в точности повторившее процессы эволюционной радиации млекопитающих на других континентах. На рис. 1.11 приведены примеры экологических соответствий между сум-

чатыми и плацентарными млекопитающими. И внешнее строение, и образ жизни животных повторяются с такой поразительной детальностью, что невольно возникает ощущение, будто среда обитания плацентарных и сумчатых млекопитающих состояла из «экологических ниш», в которые эволюция аккуратно «вставила» соответствующие экологические эквиваленты. (Важно помнить, что в противоположность группам, претерпевшим конвергентную эволюцию, у сумчатых и плацентарных радиация началась с одним и тем же набором ограничений и возможностей, поскольку обе группы происходят от общих предков.)

Подбирать примеры конвергентной или параллельной эволюции различных групп растений и животных — занятие очень увлекательное, но оно сопряжено с немалым риском. Опасность заблуждения можно пояснить на примере мегафитов — «маленьких деревьев с верхушечной листовой розеткой». Это *Macrozamia macdonnellii* (Cycadaceae) из Алис-Спрингс, центральная Австралия; *Xanthorrhoea* sp. (Xanthorrhoeaceae), растущая в Австралии; *Yucca* (Liliaceae), произрастающая на северной оконечности о-ва Уоссоу; *Sorenoa repens* (Palmaceae), растущая на г. Санта-Катарина в Гренаде; *Senecio keniodendron* (Compositae), растущий на г. Кения. Растения эти, принадлежащие к многим различным группам, обычно дают только один главный побег, растущий очень долго, зачастую совсем не ветвясь. Все они обязательно увенчаны мутовками очень крупных листьев; зацветая же, образуют гигантские соцветия. Многие виды после цветения погибают; у других каждое последующее цветение бывает отделено от предыдущего длительным промежутком времени. Кроме того, такие растения нередко несут на себе массу отмерших листьев или листовых пазух с черешками, отчего их стволы часто производят ложное впечатление невероятной толщины; это особенно характерно для многих пальм, эспелеций и гигантских крестовников.

Можно предположить, что столь разительное сходство внешнего строения ряда растений (зачастую отнюдь не родственных) отражает столь же разительное сходство условий, в которых они произрастают. На самом же деле эти растения «встроены» в абсолютно несопоставимые растительные сообщества (табл. 1.1). Надо думать, высокогорья, а часто и острова, где растут мегафиты из числа двудольных, имеют мало общего как с подлесками, в состав которых входят пальмы и древовидные папоротники, так и с засушливыми местообитаниями многих алоэ и агав.

Вероятно, сходство всех этих растений можно отчасти объяснить следующим образом. Каждое из них обладает набором согласованных признаков, проявляющихся одновременно; отбор же в каждом отдельном случае воздействовал лишь на один из этих признаков, причем не обязательно на один и тот же. Возможно, чем менее данное растение склонно к ветвлению,

Таблица 1.1. Мегафиты («деревца с верхушечными листовыми розетками») и их местообитания

Древовидные папоротники	Тропический или субтропический лес — обычно подлесок
Саговники	Тропический или субтропический лес — обычно подлесок
Покрытосеменные	
Однодольные	
Пальмы	Тропический или субтропический лес — часто подлесок
Liliaceae и Amaryllidaceae (лилейные и амариллисовые), например *Yucca, Agave, Aloe, Cordyline, Dracaena*	Тропики и субтропики — многие произрастают в засушливых областях и пустынях, а другие образуют подлесок тропических и субтропических лесов
Xanthorrhoeaceae (травяные деревья)	Засушливые области — на открытых местах или в подлеске
Двудольные	
Boraginaceae (бурачниковые), например *Echium*	Канарские острова
Campanulaceae (колокольчиковые), например древовидное *Lobelias*	Гавайские острова и горы Африки
Compositae (сложноцветные), например *Espeletia, Senecio*	Высокогорья Анд и горы Африки

тем крупнее органы, развивающиеся на его ветвях. Можно допустить, что отбор на укрупнение соцветий с неизбежностью приводит и к укрупнению листьев, что способствует упрочнению стебля, подпираемого их влагалищами. Может быть, в других местообитаниях отбор на крупнолистность столь же неизбежно влечет за собою увеличение размеров соцветий.

Практика растениеводства, разумеется, располагает примерами, в какой-то мере подтверждающими эту точку зрения. Культурный подсолнечник выведен из диких предковых форм, для которых характерны частое ветвление, мелколистность, наличие многочисленных мелких соцветий и небольшие размеры семян. Культурная форма подсолнечника выведена в результате отбора на крупносемянность (крупные семена легко собирать). У этого подсолнечника одно огромное соцветие, неразветвленный стебель и очень крупные листья; во многих отношениях он тоже превратился в типичный мегафит. Разнообразных и глубоких формообразовательных сдвигов добились селекционеры и в пределах рода *Brassica*. Из ветвящихся, относительно мелколистных диких форм выведены цветная и спаржевая капуста — самые настоящие мегафиты с массивным и прочным неразветвленным стеблем, несущим очень крупные листья и громадное соцветие. У другого представителя рода *Brassica* высота стеблей достигает 2—2,5 м; на их вершинах располага-

ются мутовки крупных листьев. Эти неразветвленные стебли развиты настолько, что используются в качестве сырья для промышленного производства тростей!

Во всяком случае, какова бы ни была причина сходства мегафитов, природу соответствующих селективных сил понять труднее, чем при сопоставлении плодов или крупных водных хищников.

Еще одно затруднение возникает из-за того, что явления конвергенции и параллелизма чаще всего опознаются по поразительному внешнему сходству. И хотя сумчатый кроличий бандикут и плацентарный кролик очень похожи друг на друга (разительное сходство им придают длинные уши) и оба устраивают норы, бандикут потребляет главным образом животную пищу (личинок насекомых), а плацентарный кролик — растительную. Напротив, кенгуру своей внешностью едва ли напоминает овцу, но при этом как кенгуру, так и овца — крупные травоядные животные, при совместном обитании питающиеся почти одной и той же пищей (Griffiths, Barker, 1966).

Для обозначения группы видовых популяций, сходным образом использующих однотипные ресурсы среды обитания, Рутом (Root, 1967) введен термин «гильдия». Популяции мало напоминающих друг друга кенгуру и овец, очевидно, входят в состав либо одних и тех же, либо аналогичных гильдий. Кролик и бандикут приобрели внешнее сходство, но их популяции принадлежат к совершенно различным гильдиям. Иными словами, есть веские основания утверждать, что в определенном смысле соответствие между организмами и средой иногда, быть может, проявляется не столько в бросающемся в глаза внешнем сходстве, сколько в сходстве трофическом (в том, чем животные питаются и кто питается ими).

1.4. Сходство между сообществами и несходство форм внутри сообществ

Явления конвергентной и параллельной эволюции убеждают в том, что простой список видов, родов и даже семейств, представленных в двух данных областях, может практически ничего не сообщить об экологическом сходстве этих областей. Кроме того, хотя наличие определенных видов часто свидетельствует об определенной экологической ситуации, эти виды почти всегда входят в состав разнообразных сообществ, образуемых очень сильно различающимися формами. Лишь в исключительных случаях в природе встречаются сообщества, состоящие из одной-единственной популяции какого-либо уникального вида. [Такое бывает тогда, когда в окружающей среде присутствует чрезвычайно сильный, подавляющий физический фактор, так, например, единственным обитателем концентрированных

рассолов часто оказывается своеобразная бактерия с квадратными клетками (Walsby, 1980).] В подавляющем большинстве случаев естественные сообщества включают целую гамму жизненных форм с разнообразными биологическими свойствами. По этим причинам приемлемое истолкование соответствий между организмами и средой не должно сводиться лишь к «выдергиванию» из различных сообществ организмов, сильно напоминающих друг друга внешним обликом и образом жизни. Такое истолкование должно быть также в состоянии соотнести с особенностями среды особенности целых сообществ и объяснить не только сходство, но и различия между организмами, обитающими в одних и тех же условиях.

1.4.1. Сходство между сообществами

Классификация растительных сообществ, предложенная Раункиером, приводит к выводу о возникновении сходства между сообществами.

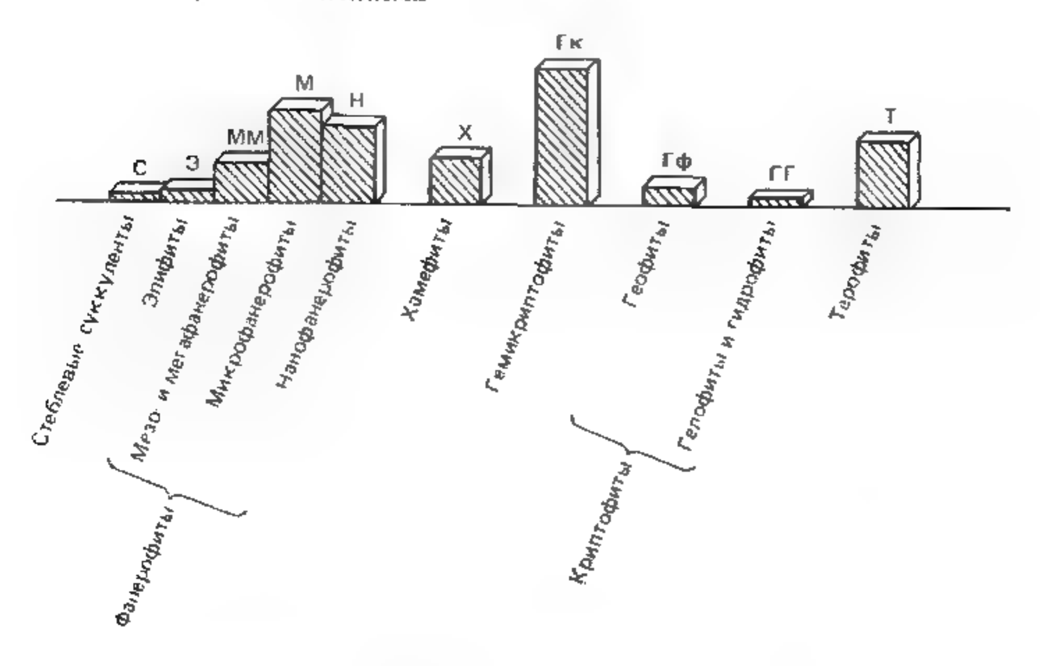
Классический тип растительности, подобный «средиземноморскому» маквису (маки), можно обнаружить как по берегам Средиземного моря, так и в Калифорнии, Чили, Южной Африке и Южной Австралии. Все эти области характеризуются почти одинаковыми климатическими условиями. Однотипность растительного покрова становится очевидной как при изучении аэрофотоснимков, так и при беглом осмотре участков местности с быстро мчащегося автомобиля; однако таксономические списки отмечаемых в этих областях видов (и даже представляемых ими семейств) никаких указаний на сходство не содержат. Описать и измерить это сходство оказалось необычайно трудным делом. Сплошь и рядом оно проявляется в «архитектуре» различных растений, а ее не так-то просто охарактеризовать количественно. В этом состоит причина частого употребления расплывчатых, качественных терминов — таких, как «кустарник», «закустаренный кочкарник», «туссок», «грубая поросль», «скрэб». Предпринимались, впрочем, и серьезные попытки разработать и уточнить способы описания жизненных форм высших растений, не зависящего от их таксономической принадлежности.

Простейшей, а во многих отношениях и наиболее удовлетворительной классификацией жизненных форм растений, не учитывающей их систематического положения, до сих пор остается классификация, предложенная датским ботаником Раункиером (Raunkiaer, 1934). Рост побегов высших растений определяется закладкой меристем в точках роста, и Раункиер подразделил растения сообразно тому, где расположены и как защищены их верхушечные меристемы (табл. 1.2). На рис. 1.12 приведено

Таблица 1.2. Классификация жизненных форм растений по Раункиеру

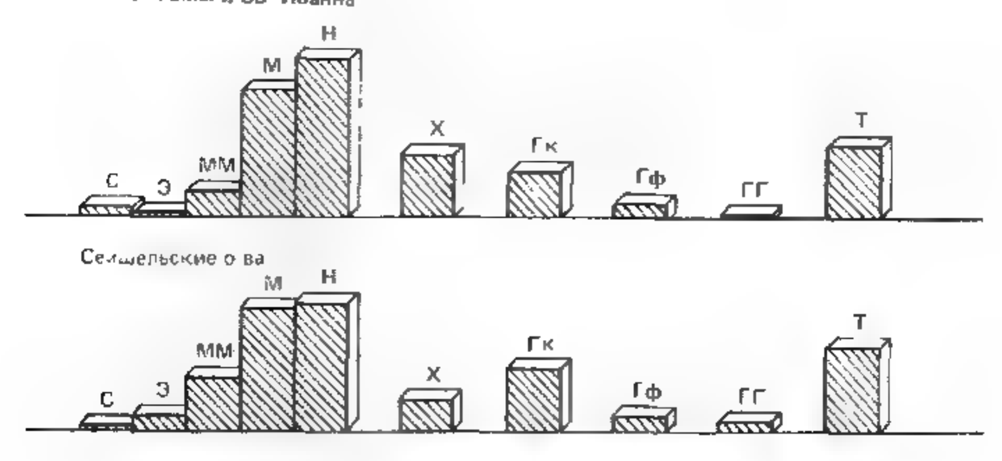
Фанерофиты	Почки возобновления или верхушечные точки роста расположены на воздушных побегах а) Вечнозеленые растения без почечных чешуй б) Вечнозеленые растения с почечными чешуями в) Растения с опадающей листвой и с почечными чешуями (а–в: Выше 2 м) г) Растения, высота которых не превышает 2 м
Хамефиты	Почки возобновления или верхушечные точки роста расположены на приземных побегах или на приземных частях побегов а) Полукустарниковые хамефиты, т. е. растения, выбрасывающие прямостоячие побеги, ежегодно отмирающие от вершины до той их части, на которой находятся почки возобновления б) Пассивные хамефиты со слаборазвитыми неотмирающими побегами, стелющимися над поверхностью почвы или лежащими на ней в) Активные хамефиты, побеги которых стелются над поверхностью почвы или лежат на ней, так как они не отмирают и растут в горизонтальном направлении г) Подушковидные растения
Гемикриптофиты	Почки возобновления или верхушечные точки роста расположены непосредственно под поверхностью почвы а) Протогемикриптофиты с нормально олиственными воздушными побегами; верхние листья несколько недоразвиты б) Полурозетковидные растения, большая часть листьев которых расположена на приземных частях побегов с укороченными междоузлиями; эти листья бывают самыми крупными в) Розетковидные растения, все листья которых сосредоточены в прикорневой розетке
Криптофиты	Почки возобновления или верхушечные точки роста находятся в почве (или в воде) а) Геокриптофиты или геофиты, включающие формы, обладающие 1) корневищами, 2) луковицами, 3) стеблевыми клубнями, 4) корневыми клубнями б) Болотные растения (гелофиты) в) Водные растения (гидрофиты)
Терофиты	Растения, завершающие жизненный цикл от семени до семени и отмирающие в течение одного сезона (в эту группу входят также растения, дающие всходы осенью, а цветущие и отмирающие весной следующего года)

А "Нормальный" спектр жизненных форм растений, полученный Раункиером по выборке из Index Kewensis



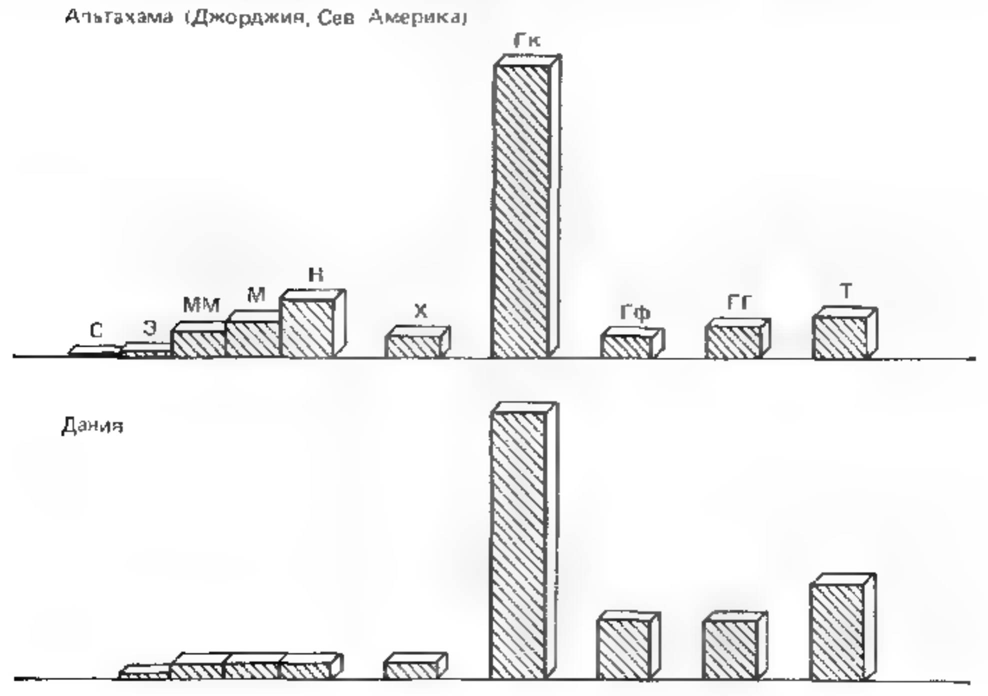
Б Спектры жизненных форм растительности двух тропических островных групп

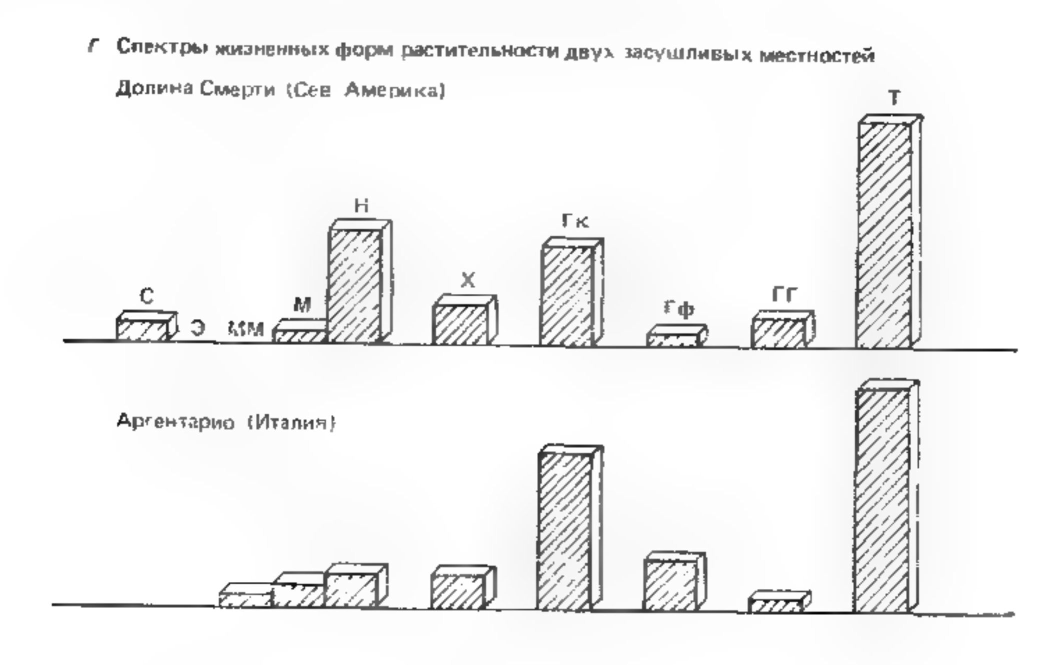
О-ва Св. Фомы и Св. Иоанна



В Спектр жизненных форм растительности двух областей умеренного пояса

Альтахама (Джорджия, Сев. Америка)





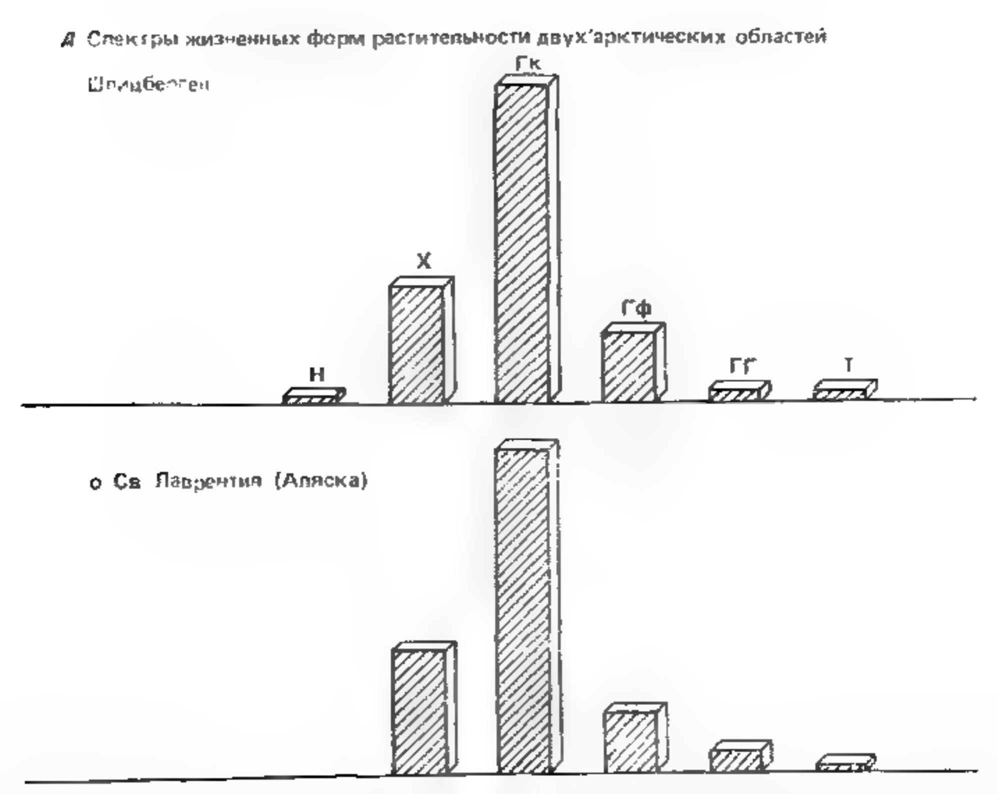


Рис. 1.12. Методом Раункиера можно сравнивать целые растительные сообщества. *А*. Относительное число видов, принадлежащих к той или иной жизненной форме, в случайной выборке из мирового флористического списка (Index Kewensis). *Б*. Спектр жизненных форм растительности двух тропических островных групп. *В*. Спектры жизненных форм растительности двух областей умеренного пояса. *Г*. Спектры жизненных форм растительности двух засушливых местностей. *Д*. Спектры жизненных форм растительности двух арктических областей.

несколько примеров «спектров Раункиера» для флор различных областей; они сопоставлены со спектром, полученным Раункиером по выборке из «Index Kewensis» (сводки, содержащей упоминания всех известных и описанных в его время видов; мировая флора представлена в ней неполно, так как в то время, как

и сейчас, тропики были относительно мало изучены). Бросается в глаза поразительное сходство между типами растительности различных областей; оно показывает, что среде обитания могут соответствовать не только организмы, но и целые ценотические комплексы.

Методы Раункиера представляют собой определенный шаг на пути к построению исчерпывающей экологической классификации сообществ; позднее предпринимались попытки эти методы улучшить (см., например, Box, 1981). Всем классификациям присущи одни и те же недостатки: затруднительность отнесения видов к той или иной категории, а также субъективность критериев, по которым классифицируются как сами виды, так и условия их существования. Эти методы остаются всего лишь шагами на длинном пути к установлению природы и глубины соответствия между средой и целыми сообществами, но все же настоящая проверка того, существует ли такое соответствие в действительности, начинается именно с них. Сопоставимые работы по изучению соответствия между средой и сообществами животных предпринимались редко. Один из немногих примеров — исследование сообществ животных в Средиземноморье, выполненное Коуди и Муни (Cody, Mooney, 1978).

1.4.2. Разнообразие внутри сообществ

Неоднородность среды обитания. — Ластоногие Антарктики и сосуществование сходных видов.

Существует множество объяснений разнообразия, имеющего место внутри сообществ.

а) В природе не бывает однородных местообитаний. Даже однородное на первый взгляд внутреннее пространство лабораторной пробирки неоднородно в силу неизбежного наличия границы — стеклянной стенки. С этим обстоятельством часто сталкиваются микробиологи, когда выращиваемые ими организмы подразделяются на две формы: пристенную и остающуюся в толще культуральной среды. Степень неоднородности среды зависит от размеров воспринимающего ее организма. Рядом с горчичным семенем комочек почвы — гора, а для гусеницы один-единственный лист может составить пожизненное пропитание. Прорастание семени, лежащего в тени листа, может задерживаться, тогда как семя, лежащее за пределами той же самой тени, может без помех прорасти. То, что со стороны представляется экологу однородной средой, для живущего в ней организма может оказаться мозаикой из совершенно непригодных и вполне приемлемых участков.

б) В связи со сказанным следует заметить, что внутри большинства (быть может, всех) местообитаний имеются градиенты

условий или доступных ресурсов. Эти градиенты бывают пространственными или временны́ми; последние в свою очередь могут быть циклическими (связанными, например, с суточной или сезонной ритмикой), направленными (накопление загрязняющего вещества в озере) или беспорядочными (связанными, например, с пожарами, градом и тайфунами).

в) Появление в некоторой части местообитания одних организмов тотчас же повышает ее разнообразие для других. Само присутствие организма означает, что труп его в конце концов можно будет съесть, а коль скоро он жив, то может обогащать окружающую среду пометом, мочой или опавшей листвой. Его собственное живое тело может служить местом обитания организмов других видов либо ресурсом для хищников, паразитов и болезнетворных организмов, коим до появления его в сообществе нечего было там делать.

Своим происхождением разнообразие, существующее внутри природных сообществ, может быть обязано неоднородностям всех трех перечисленных типов. «Истолкование» этого разнообразия — упражнение в какой-то степени тривиальное. Тем, что в рамках одного и того же сообщества сосуществуют растение, использующее солнечный свет, живущий на этом растении гриб, поедающее это растение травоядное животное и поселившийся в организме животного гельминт, никого не удивишь. Вместе с тем для большей части сообществ характерно наличие целого ряда популяций различных организмов, обладающих весьма сходным строением и очень сильно (по крайней мере на первый взгляд) напоминающих друг друга образом жизни. Истолкование и постижение разнообразия такого рода — упражнение уже отнюдь не тривиальное.

Некоторые отличия организмов различных видов, совместно обитающих в пределах одного и того же сообщества, демонстрируют антарктические тюлени. Полагают, что предковые формы тюленей возникли в Северном полушарии, где их ископаемые остатки известны из миоцена; одна из групп тюленей, однако, переместилась на юг, в более теплые воды, и, по-видимому, в конце миоцена или начале плиоцена (около 5 млн. лет назад) заселила Антарктику. Когда туда проникли тюлени, Южный океан, видимо, изобиловал пищей и был свободен от крупных хищников (что, кстати, опять имеет место в наши дни). Судя по всему, именно в таких условиях группа претерпела дивергентную эволюцию (рис. 1.13). Тюлень Уэдделла, например, кормится главным образом рыбой и обладает неспециализированной зубной системой; тюлень-крабоед потребляет почти исключительно криль, и его зубы приспособлены к отцеживанию криля из морской воды; у тюленя Росса маленькие, острые зубы, а поедает он в основном пелагических кальмаров; у морского же леопарда зубы крупные, остроконечные, «хвата-

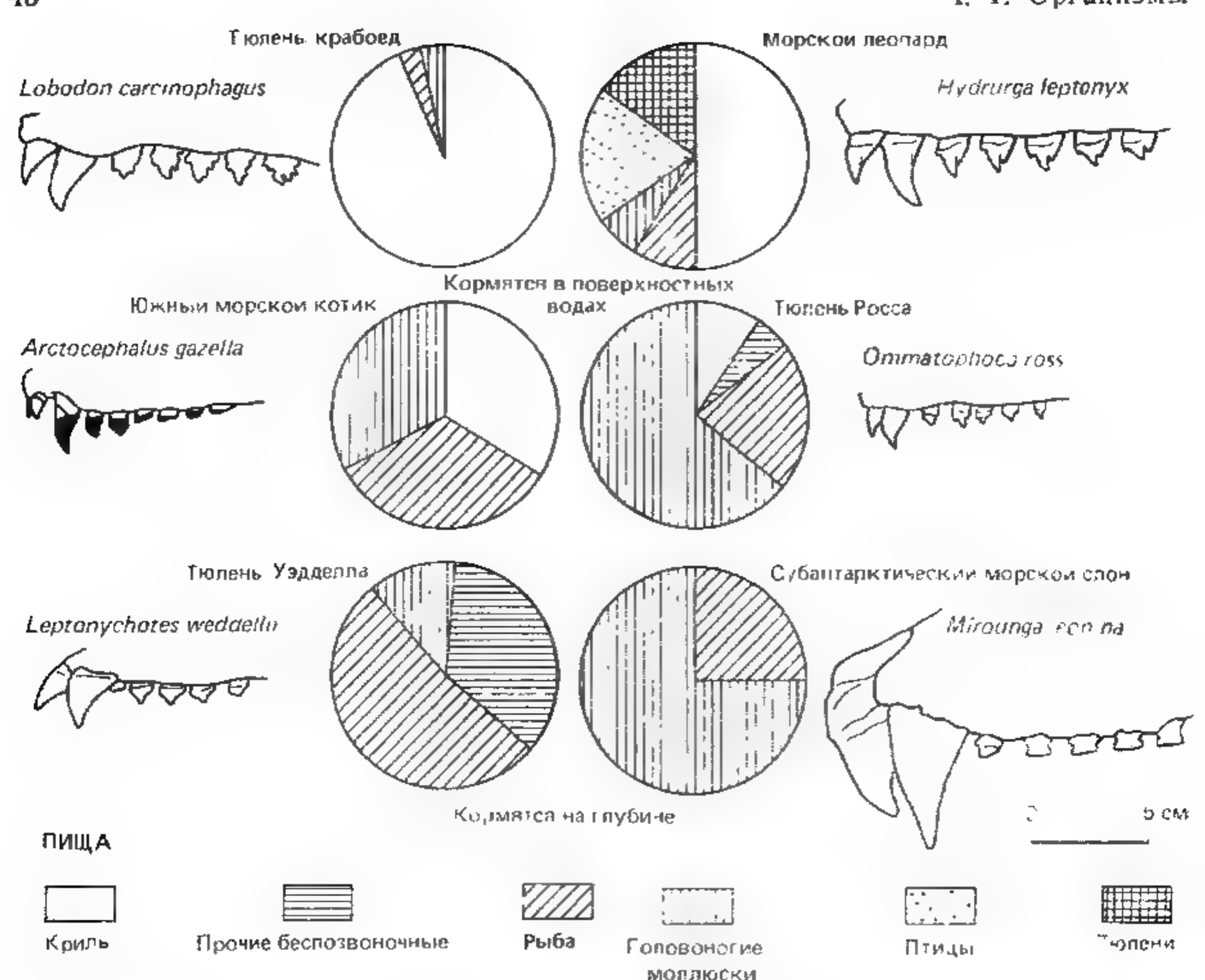


Рис. 1.13. Состав пищи некоторых представителей группы антарктических ластоногих, глубина, на которой они добывают пищу, и строение их зубов. (По Lawis, 1984.)

тельные», и питается он самой разнообразной пищей, в том числе другими тюленями, а в определенное время года и пингвинами. В самом деле, возможность и степень сосуществования тюленей различных видов в одних и тех же сообществах предопределяется, вероятно, различиями между ними. Если тюлени двух или более видов потребляют примерно одну и ту же пищу примерно на одной и той же глубине (как, например, субантарктический морской слон и тюлень Росса), то они изолированы географически (их ареалы перекрываются лишь в незначительной степени). Если же существует многовидовая группировка, то она состоит из видов тюленей, использующих в пищу различные организмы (из тюленя-крабоеда, тюленя Росса и морского леопарда; из морского леопарда и морского слона; из тюленя Уэдделла и морского леопарда — см. рис. 1.13).

Истолкование подобных закономерностей (или по крайней мере все, что в настоящее время можно привлечь для их истолкования) придется отложить до тех пор, пока в последующих главах не будут обсуждены явления сосуществования и конку-

ренции. Впрочем, уже здесь можно отметить целый ряд существенных обстоятельств.

1) Сосуществующие виды, как правило, в каких-то деталях отличаются один от другого, но организмы каждого из этих видов соответствуют среде своего обитания и существуют потому, что сама среда неоднородна.

2) Такую дифференциацию легче всего выявить при изучении близкородственных видов (таких, как антарктические тюлени), поскольку на фоне множества общих черт различия выступают наиболее отчетливо. Но, быть может, не менее важно понять природу сосуществования членов одной и той же гильдии (стр. 39), вовсе не обязательно состоящих в близком родстве. Например, антарктические воды изобилуют крилем, и на потреблении этого корма специализируются тюлень-крабоед и в несколько меньшей степени морской леопард; но криль поедают еще кальмары, рыбы, птицы и усатые киты, поэтому в той отчаянной головоломке, каковую представляет собой подобное сообщество, полный анализ соответствий и адаптаций не может сводиться к изучению отдельных таксономических групп, а должен включать рассмотрение целых гильдий.

3) Разобранный пример с антарктическими тюленями ставит гораздо больше вопросов, чем дает ответов. *Неизбежны* ли различия между сосуществующими видами? Если неизбежны, то *насколько* они должны отличаться (иначе говоря, существует ли какой-либо *предел* их сходству)? *Взаимодействуют ли* между собой популяции различных видов, подобных антарктическим тюленям, в настоящее время или дивергентная эволюция в прошлом привела к отсутствию таких взаимодействий в современных гильдиях? Ни на один из этих вопросов нельзя дать простого и однозначного ответа, но каждому из них в последующих главах будет уделено известное внимание.

1.5. Специализация внутри видов

Прикрепленные организмы вынуждены соответствовать условиям своего существования, подвижные организмы в состоянии выбирать подходящие условия.

До сих пор в качестве единиц, соответствующих среде, мы рассматривали виды (либо таксоны более высокого ранга), но некоторые из случаев наиболее глубокого, специализированного соответствия условиям существования можно обнаружить именно на подвидовом уровне. Обсуждая особенности животного и растительного мира островов, мы подчеркивали, что коль скоро генетический обмен и рекомбинация обладают нивелирующим действием, возникновение большей части наиболее заметных межпопуляционных различий связано скорее всего с гео-

графической изоляцией различных частей исходных популяций, влекущей за собою прекращение скрещивания. И все же в тех случаях, когда «местные» силы естественного отбора очень велики, они могут преодолеть нивелирующее влияние полового размножения и рекомбинации. В таких случаях даже при отсутствии полной репродуктивной изоляции «благоприятствуемые» генотипы могут в местных условиях обладать такими преимуществами, что «неблагоприятствуемые» генетические комбинации будут неуклонно устраняться (элиминироваться). Поток генов при этом не прерывается, и отдельные популяции остаются частями одного и того же вида, но внутри него возникают специализированные локальные расы.

Скорость обмена генетическим материалом внутри популяции зависит от подвижности самих организмов или, как это бывает в популяциях прикрепленных организмов, от подвижности их гамет, пыльцы или семян. Если особи популяции свободно перемещаются в поисках половых партнеров (или если беспрепятственно распространяются их гаметы, споры или семена), то вероятность того, что воздействие локального специализированного естественного отбора приведет к возникновению локализованных, специализированных соответствий между организмами и средой, невелика.

Образование специализированных локальных популяций наиболее характерно для организмов, остающихся в течение большей части жизненного цикла прикрепленными. Причина в том, что подвижные организмы в значительной мере контролируют условия своего существования: они могут избежать гибельных или неблагоприятных местообитаний или удалиться из них и приступить к активному поиску новых; неподвижные же организмы — высшие растения, многие морские водоросли, кораллы — подобной свободой не располагают; по завершении расселительной стадии жизненного цикла им приходится либо жить в условиях, существующих там, где они осели, либо погибать. Как заметил Брэдшоу (Bradshaw, 1972), «...растение не в состоянии перебежать на новое место или спрятаться в укромном уголке». Все, что может высшее растение — это, разрастаясь и «перерастая» с места на место, выискивать ресурсы или выбираться за пределы неблагоприятного участка; выдрать себя с корнями и пересадить себя по собственному выбору в другое место оно никак не может. Его потомство (семена, пыльца или гаметы) подвержено всем превратностям пассивного распространения ветром, водой или животными (на поверхности или внутри тела). По этим причинам популяции неподвижных организмов подвергаются особенно сильному воздействию естественного отбора.

В наиболее резкой форме различия между способами «достижения соответствия» со средой обитания, характерными для

подвижных и прикрепленных организмов, можно наблюдать на берегу моря, где литораль попеременно превращается то в наземное, то в водное местообитание. Прикрепленные водоросли, гидроидные полипы, губки, мшанки, моллюски и усоногие раки — все эти организмы сталкиваются с двумя противоположными крайностями своего существования и стойко их переносят. При этом подвижные члены того же водного сообщества (креветки, крабы, рыбы) перемещаются вслед за своим водным местообитанием, а кормящиеся возле уреза воды птицы, передвигаясь то вперед, к морю, то назад, к берегу, следуют за попеременными сокращениями и расширениями своего наземного местообитания. Прикрепленным организмам приходится выносить полный суточный цикл изменений в окружающей их среде, а подвижным организмам такая выносливость ни к чему: они перемещаются вслед за приливами и отливами. В известном смысле соответствие таких подвижных организмов среде своего существования позволяет им избегать воздействия многих факторов естественного отбора. Подвижность наделяет организм способностью подбирать местообитание по собственной мерке. Неподвижный организм должен быть скроен по мерке своего местообитания.

1.5.1. Экотипы

Экотипы, переносящие повышенные концентрации тяжелых металлов.

Термин «экотип» был впервые использован применительно к некоторым растениям — для описания *внутривидовых* генетически предопределенных локальных соответствий между организмами и средой. Выращивая растения из разнообразных природных местообитаний в одном общем в течение одного или более вегетационных сезонов, исследователи выявили значительные внутривидовые различия между этими растениями. При постановке подобных исследований существенно, чтобы растения, происходящие из разных мест, выращивались и сравнивались в одних и тех же условиях, потому что некоторые из различий между природными популяциями могут оказаться фенотипическими реакциями на условия существования, не связанными с генотипическими различиями. К примеру, на интенсивно используемом пастбище ползучие столоны клевера разветвлены очень сильно, а на сенокосном лугу — в гораздо меньшей степени, но различия эти могут возникнуть между частями одного и того же растения — стоит только поместить их в различные условия (рис. 1.14).

Примеры различий между внутривидовыми «расами», признанными экотипами, перечислены в табл. 1.3.

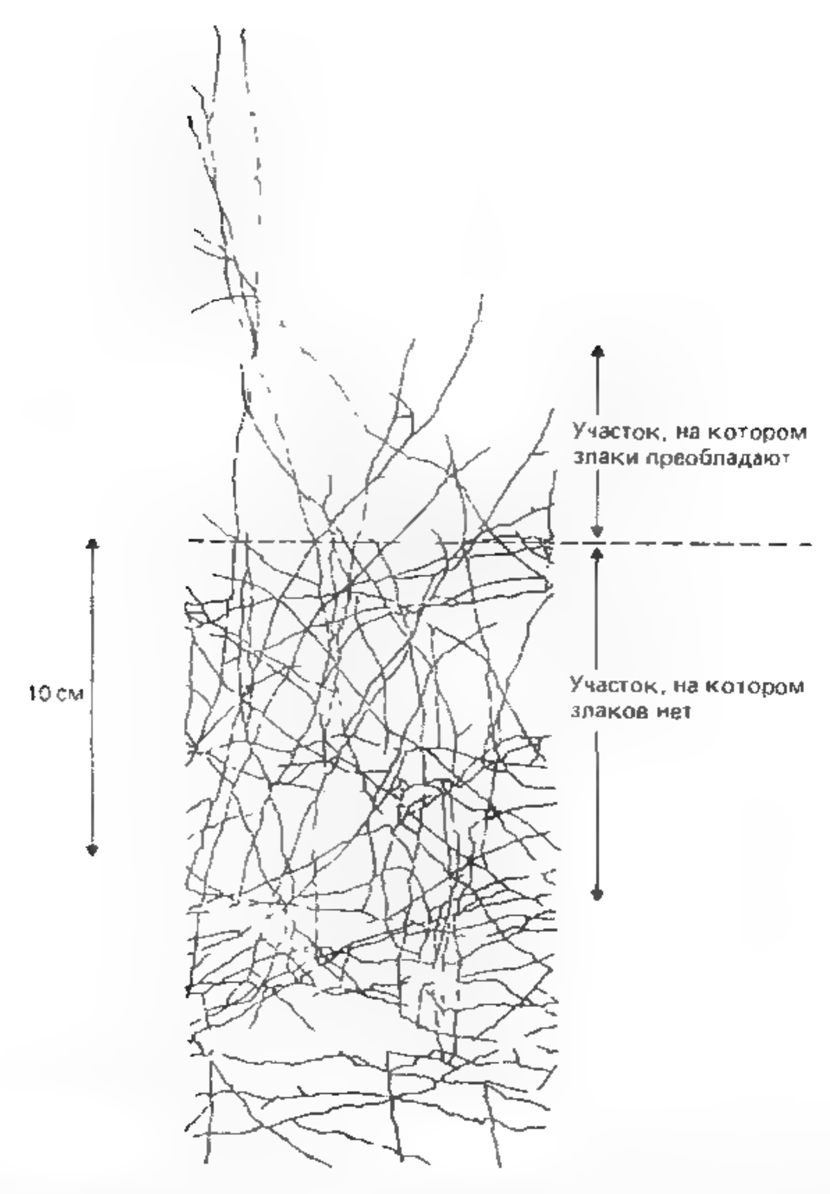


Рис. 1.14. Когда растение клевера *Trifolium repens*, разрастаясь, прорастает с участка, где злаков нет, на участок, где доминирует злак *Lolium perenne*, характер роста клевера изменяется. Приведенный на рисунке план показывает, как расположены на поверхности почвы столоны ползучего клевера после прорастания его в злаковую дерновину. Обратите внимание, что, оказавшись в дерновине, сеть столонов клевера поредела, междоузлия их удлинились, а сами столоны стали намного реже ветвиться. (Данные Solangarachi.)

В работах по изучению устойчивости к загрязнению токсичными тяжелыми металлами (свинцом, цинком, медью и т. д.) с предельной ясностью показано (Antonovics, Bradshaw, 1970), что у растений пространственный масштаб локальной специализации может быть чрезвычайно мелким. На краях участков, оказавшихся в результате разработки рудных месторождений загрязненными, интенсивность отбора против «восприимчивых» генотипов резко изменяется, и популяции, занимающие загрязненные участки, могут очень сильно различаться по степени устойчивости к тяжелым металлам, будучи при этом разделенными расстоянием менее чем в 100 м (у душистого колоска — менее чем 1,5 м). И все это — несмотря на то, что ветер и насекомые беспрепятственно переносят пыльцу через эти границы.

Таблица 1.3. Примеры различий между экотипами высших растений

Особенности строения или жизненного цикла	Различия между экотипами	Исследователи, выполнившие работу
Форма роста	Резкое отличие прямостоячей формы *Plantago maritima* от стелющейся	Gregor, 1930
Потребность в воде Начало вегетации	Резкие различия между альпийской, субальпийской и долинной формами *Poa alpina*	Turesson, 1922
Годовой цикл роста	Резкие широтные различия между формами с различными сроками цветения и плодоношения (например, у *Hemizonia, Achillea*)	Clausen Keck, Hiesey, 1941
Продолжительность жизни и «сила роста»	Резкие различия между формами травянистых растений, произрастающими на лугах и пастбищах различных типов	Stapledon, 1928
Сроки цветения	Географические различия по периодичности освещения, необходимой для зацветания	McMillan, 1957
Реакции на биогенные элементы	Внутривидовые различия реакций на азот, фосфор, кальций и т. д. у лугового и ползучего клевера	Snaydon, Bradshaw, 1969
Устойчивость к токсичным металлам	Резкие различия между формами, произрастающими на рудничных отвалах и в прочих местах	Antonovics, Bradshaw, 1970

В отдельных случаях удалось установить время, с которого началось воздействие отбора на устойчивость к повышенным концентрациям тяжелых металлов. В Суонси (Южный Уэльс) такая устойчивость, очевидно, складывалась с тех самых пор, как 300 лет назад началась добыча руд; известен случай, когда растения, росшие под изгородью из оцинкованного железа, приобрели устойчивость к цинку не более чем за 25 лет; производя очень густой экспериментальный засев сильно загрязненного тяжелыми металлами участка почвы, удавалось получить устойчивую популяцию растений в результате отбора, действовавшего в течение одного поколения! По сравнению с мощнейшим давлением отбора поток генов с его нивелирующим влиянием довольно слабосилен; в пользу этого довода свидетельствует как скорость отбора, так и четкие пространственные границы между экотипами.

1.5.2. Генетический полиморфизм

Явления преходящего полиморфизма и несоответствия между организмами и средой. — Активное поддержание генетического полиморфизма. — Полиморфизм на клеверном поле. — Полиморфизм в популяциях улиток.

Переходя от экотипов к еще более детальному анализу популяционных структур, биологи приобретают все больший навык выявления связанной с отбором изменчивости *внутри* небольших локальных популяций. Такая изменчивость известна как *полиморфизм*. Точнее говоря, генетический полиморфизм — это «сосуществование в пределах одного и того же местообитания двух или более отчетливо различимых внутривидовых форм, причем в таких соотношениях, что постоянное присутствие редчайшей из этих форм не может быть отнесено только на счет непрерывного мутагенеза и иммиграции» (Ford, 1940). Далеко не все проявления такого рода изменчивости отражают соответствия между организмами и средой; напротив, бывает так, что за некоторыми из них стоят явные несоответствия. Несоответствия эти могут возникать из-за того, что расселительные стадии одной специализированной формы проникают в местообитание другой. Они могут возникать и тогда, когда при изменении условий одна форма вытесняется другой, лучше приспособленной к изменившимся условиям. Такой полиморфизм называется преходящим. Коль скоро все сообщества всегда изменяются, очень многие наблюдаемые в природе явления полиморфизма, по-видимому, носят именно такой преходящий характер — в той мере, в какой ни одна популяция никогда не поспеет за изменениями условий существования и никогда не будет в состоянии эти изменения предвосхитить.

И все же во многих случаях внутрипопуляционный полиморфизм активно поддерживается естественным отбором, и при этом самыми разнообразными способами.

а) В некоторых случаях гетерозиготы обладают повышенной приспособленностью, но из-за менделевского расщепления они постоянно пополняют популяцию порождаемыми ими менее жизнеспособными гомозиготами. Пример такого «гетерозиса» — существование серповидноклеточной анемии в популяциях человека, находящихся в очагах малярии. Индивидуумы, гетерозиготные по соответствующему локусу, страдают легким малокровием, но редко заболевают малярией; при этом они непрерывно порождают гомозиготных индивидуумов — либо пораженных тяжелым малокровием, либо восприимчивых к малярии.

б) Интенсивность отбора может изменяться в пределах некоторого диапазона, причем на одной из его границ отбор может благоприятствовать одной форме (морфе), а на другой гра-

нице — другой. При промежуточной интенсивности отбора могут возникать полиморфные популяции.

в) Иногда отбор бывает частотно-зависимым: любая из внутривидовых форм наиболее жизнеспособна тогда, когда она встречается реже всех остальных. Полагают, что именно так обстоит дело с необычно окрашенными формами жертв: они жизнеспособны потому, что хищники их не опознают и не трогают.

г) Мелкомасштабная пространственная структура популяции и ее местообитания бывает очень сложной, и в разных частях этого «лоскутного одеяла» отбор может действовать в различных направлениях. Поддержание соответствия между организмами и средой в такой ситуации неизбежно зависит от рассеяния многочисленных расселительных стадий: если численность их достаточно высока, то достаточно высока и вероятность того, что часть их укоренится именно в том «лоскуте», где соответствующая форма наиболее жизнестойка. Возможен и другой вариант: организм может быть долговечен и способен перемещаться, используя при этом условия и ресурсы наиболее подходящих «лоскутов».

Поразительный пример полиморфизма природной популяции выявлен в результате ряда работ, посвященных изучению клевера ползучего, растущего на долголетнем (не моложе 80 лет) пастбище в Северном Уэльсе. В ходе одного из этих исследований из почвы были выкопаны 50 растений клевера. Растения эти затем содержались в теплице, и каждое из них было подвергнуто генетическому анализу по целому ряду локусов, связанных с признаками, почти все из которых заведомо обладали селективной значимостью (рис. 1.15). По комбинации свойств, которые, по-видимому, влияют на приспособленность растений в природных условиях, каждый из 50 клонов отличался от всех прочих.

Теркингтон и Харпер (Turkington, Harper, 1979) попытались определить, в какой степени свойства различных «разновидностей» клевера отражают локализованные соответствия между растениями и локальными особенностями местообитания. Они выкапывали растения с поля, размножали их в теплице, а затем снова высаживали на то же поле. Одну часть каждого из клонов они возвращали туда, откуда было взято родительское растение, а другие части — туда, откуда происходили другие клоны. Первоначальные выборки были взяты с участков, на которых преобладали различные луговые травы. Потомство каждого растения высаживалось туда, где преобладали его «родные» травянистые растения, а также туда, где преобладали другие травы. После пересадки на поле все разновидности клевера лучше всего росли там, где они соседствовали с теми же травами, что и до пересадки в теплицу. Эти результаты прямо

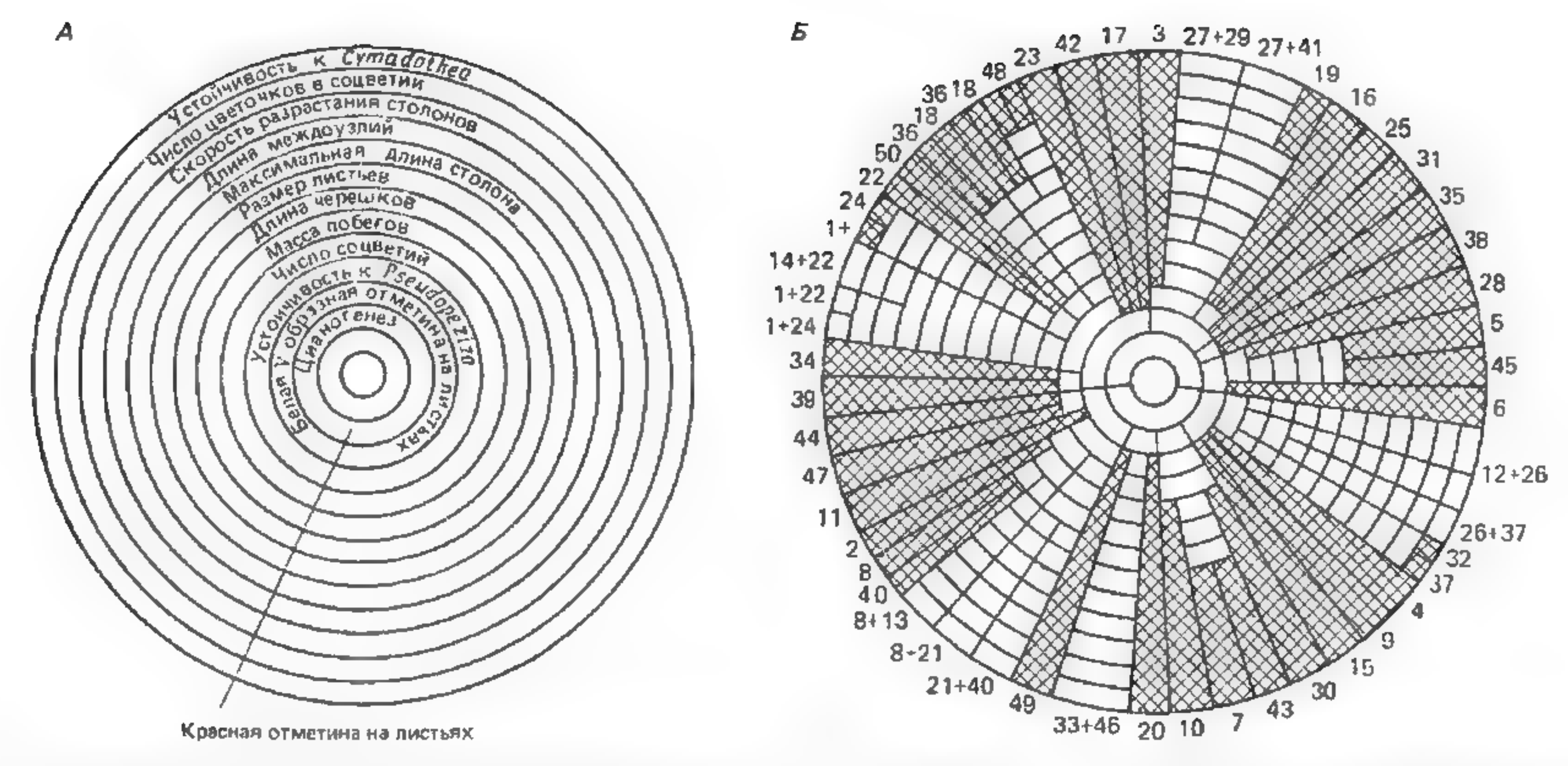


Рис. 1.15. Разнообразие генотипов в выборке, состоящей из 50 экземпляров (1—50) клевера *Trifolium repens*, собранных с участка бессменного пастбища площадью 1 га. На диаграмме слева приведен перечень изучавшихся признаков (о всех этих признаках известно, что они находятся под генетическим контролем). На диаграмме справа первый (центральный) круг соответствует всем 50 растениям; затем (по мере смещения к периферии концентрической фигуры) выборка последовательно подразделяется по каждому из перечисленных генетических признаков. Так, исходная выборка распадается на две примерно равные части: одна состоит из растений, листья которых несут красную отметину, а другая — из растений, на листьях которых такой отметины нет. Каждая из этих подвыборок в свою очередь подразделяется на четыре класса — по генетическому строению локусов, контролирующих образование синильной кислоты. Процесс подразделения продолжается вплоть до внешнего кольца: на последнем шаге особи, восприимчивые к *Cymadothea*, отделяются от особей, к ней устойчивых. Каждому из выявленных таким образом единственных в своем роде генотипов соответствует закрашенный сектор. (По Burdon, 1980.) (Выносная линия с обозначением «Красная отметина на листьях» должна заканчиваться в следующем по направлению к центру кольце.)

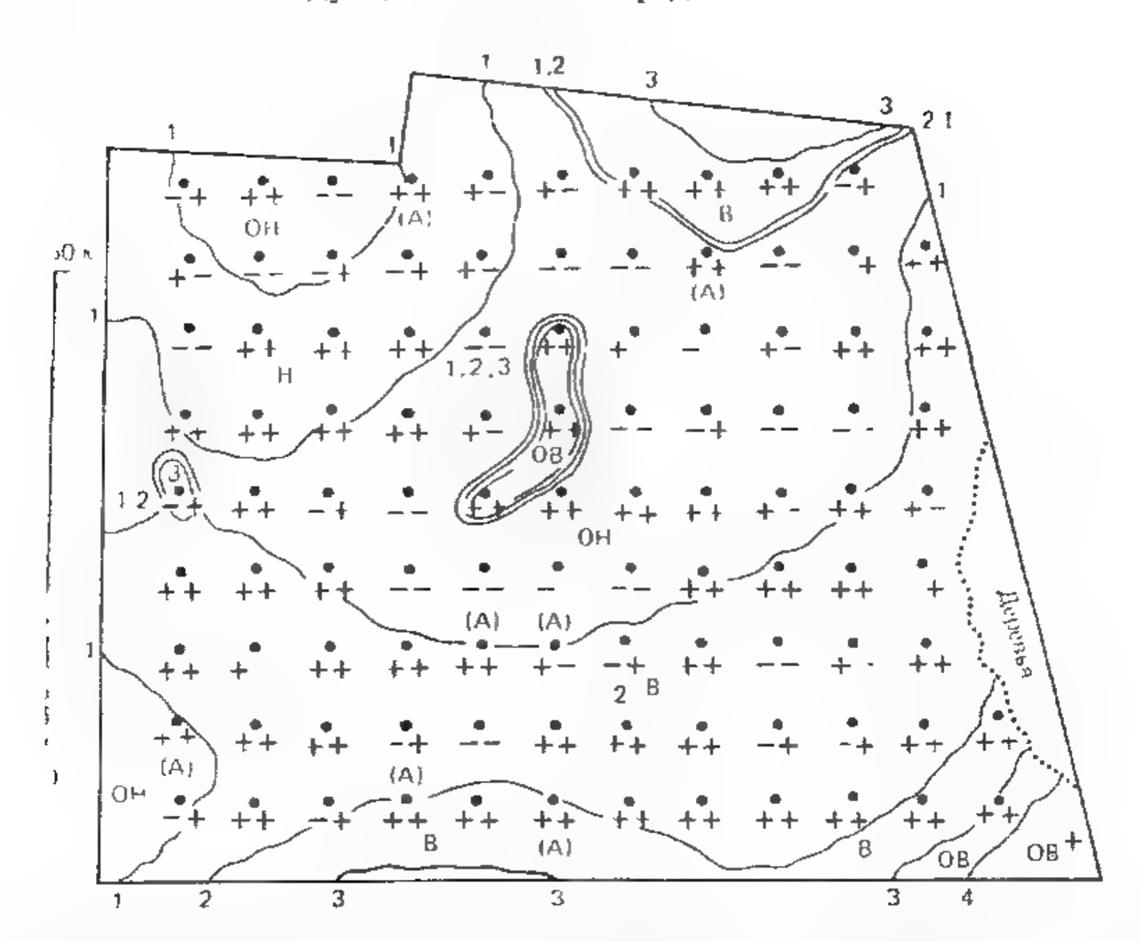


Рис. 1.16. Схема расселения слизней *Dendroceras* по небольшому участку многолетнего пастбища. Контуры дают представление о плотности популяции слизней и разграничивают зоны очень высокой (ОВ), высокой (В), низкой (Н) и очень низкой (ОН) плотности. Указаны также генотипы особей клевера, оказавшихся в узлах накрывающей участок «решетки» проб. Выделены следующие генотипы: ++ (*AcLi*), +— (*Acli*), —+ (*acLi*) и —— (*acli*). Синильную кислоту при повреждении выделяют только растения с генотипом ++: они обладают аллелями *Ac* и *Li*, один из которых определяет синтез цианогенного гликозида, а другой — синтез фермента, отщепляющего от гликозида цианистый водород. Нулевая гипотеза об отсутствии связи между плотностью расселения слизней и генотипами клевера проверена с помощью критерия «хи-квадрат» и с высокой степенью достоверности отвергнута. (Из Dirzo, Harper, 1982.)

и очень убедительно свидетельствуют в пользу того, что различные генотипические разновидности клевера распределены по пастбищу таким образом, что каждая из них соответствует локальным биотическим условиям существования.

На том же самом поле Дирзо и Харпер (Dirzo, Harper, 1982) изучали распределение форм клевера *Trifolium repens,* отражающих наличие еще одного специфического типа полиморфизма. Он состоит в том, что при повреждении (например, при обкусывании) одни растения выделяют синильную кислоту, а другие не выделяют. Известно, что моллюски обычно не едят цианогенный клевер, и между распределениями цианогенной формы клевера и участков с повышенной плотностью слизней была обнаружена высокодостоверная связь (рис. 1.16).

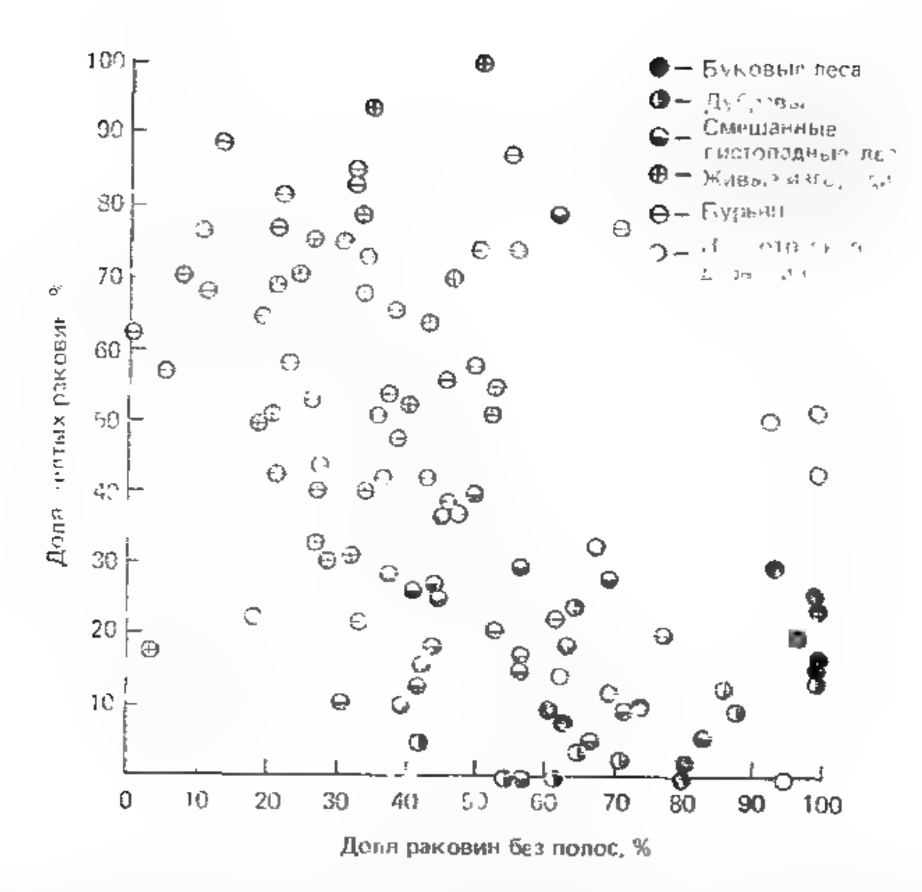


Рис. 1.17. Частота встречаемости улиток *Cepaea nemoralis* с желтыми раковинами, лишенными полос, в различных местообитаниях. (Желтые раковины противопоставляются буро-розовым, а бесполосые раковины — полосатым.) Налицо неплохое соответствие между наиболее распространенной окраской и цветовым фоном: например, в буковых лесах чаще всего встречаются улитки с буро-розовыми раковинами, а в живых изгородях — с полосатыми желтыми раковинами, воспринимаемыми как зеленые. (По Cain, Sheppard, 1954.)

Ясно, что изменчивость клевера на этом маленьком поле хотя бы отчасти обусловлена генетически и отражает соответствия между организмами и средой.

Примером полиморфизма у животных может служить полиморфизм в популяциях улитки *Cepaea nemoralis*. Улитки малоподвижны, а популяции их занимают самые разнообразные местообитания, резко различающиеся по физическим условиям и степени давления хищников. Это обстоятельство привело к локальной внутрипопуляционной дифференциации по внешнему виду раковины (рис. 1.17). Любая из популяций улитки полиморфна хотя бы по одному из двух признаков: цвету раковины и наличию на ней рисунка в виде полос. Численные соотношения различных форм в разных местообитаниях неодинаковы, но в каждом местообитании для наиболее обычной формы характерно неплохое визуальное соответствие своему окружению. По-видимому, на фоне соответствующей растительности и соответствующего почвенного покрова улитки этих форм не заметны для дроздов, питающихся ими.

1.6. Соответствие между организмами и изменяющейся средой

В одних случаях организмы реагируют непосредственно на изменения, в других — на сигнальные факторы. — Способ переживания изменений условий окружающей среды зависит от продолжительности жизненного цикла. — Птицы и млекопитающие нередко претерпевают сезонные изменения или совершают сезонные миграции. — Фенотипический полиморфизм у водных растений. — Фенотипический полиморфизм у пустынных растений.

С течением времени любые условия существования изменяются, но в одних случаях они подвержены более сильным изменениям, а в других — менее сильным. Ни строение организма, ни его поведение не могут соответствовать изменяющимся условиям, не изменяясь адекватным образом. Можно выделить три основных типа изменений среды обитания.

а) Циклические изменения, т. е. периодически повторяющиеся, как при смене времен года, при приливах и отливах и при поочередном наступлении светлого и темного времени суток.

б) Направленные изменения, при которых направление изменения остается стабильным в течение периода, продолжительность которого может быть очень велика по сравнению с продолжительностью жизненного цикла переживающих это изменение организмов. Примерами направленных изменений могут служить прогрессирующая эрозия берегов, накопление донных осадков в эстуариях рек и изменения, происходящие на одной из фаз цикла оледенения.

в) Хаотические изменения; для всех изменений этого типа характерна аритмия и отсутствие определенного направления. Примеры хаотических изменений — колебания сроков наступления муссонных дождей, непредсказуемые изменения времени возникновения и траекторий циклонов и ураганов, шквалы, вызываемые ударом молнии, пожары.

Наилучшее соответствие между организмами и изменяющимися условиями неизбежно предполагает некий компромисс между приспособлением к переменам и способностью к их переживанию. В условиях многократного воздействия циклических изменений на последовательные поколения организмов естественный отбор привел к возникновению ряда особенностей образа жизни, которые и сами по себе являются циклическими. К числу таких особенностей относятся диапауза насекомых, ежегодное сбрасывание листвы листопадными деревьями, суточные движения листьев, приливно-отливный ритм перемещений у литоральных крабов, годовой цикл функционирования репродуктивных систем и сезонный цикл изменения густоты меха у млекопитающих.

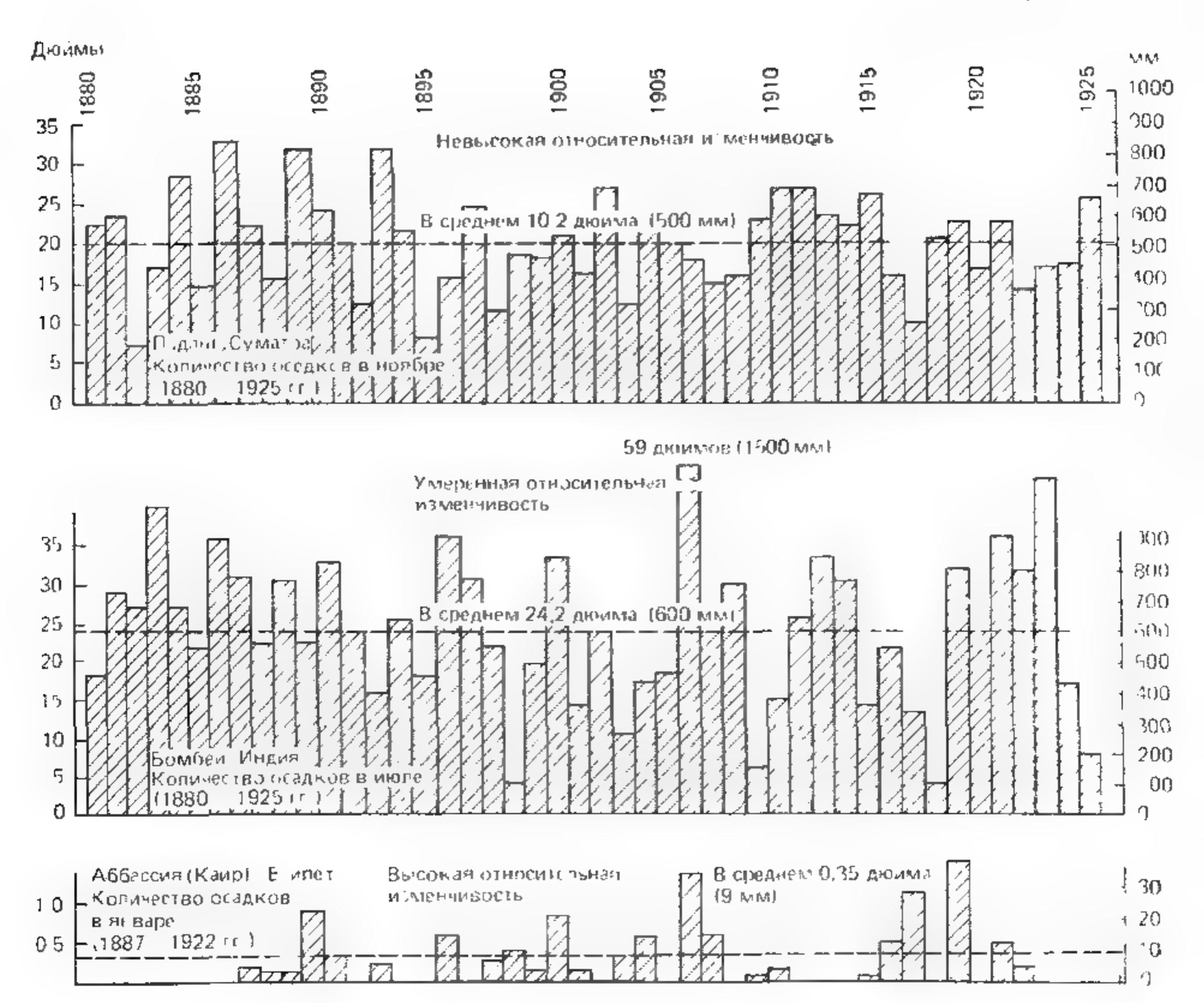


Рис. 1.18. Изменчивость количества осадков и непредсказуемость их выпадения. Диаграммы соответствуют трем различным местностям. Каждая из диаграмм отражает многолетнюю динамику количества осадков, выпадающих в течение того месяца, который в соответствующей местности является самым дождливым (в среднем). (Из Stahler, 1960. Данные получены от Н. Н Clayton из Смитсоновского института.)

Существуют два основных способа, которыми организмы приурочивают свои реакции к изменениям в окружающей их среде: *а*) изменение в ответ на изменение внешних условий и *б*) реагирование на сигнальный фактор, предвосхищающий изменение внешних условий. В том случае, если циклические изменения условий среды выражены слабо и к тому же весьма вариабельны, наилучшим способом адаптации организмов к таким условиям может быть прямое реагирование на них. Такого рода непредсказуемость характерна для выпадения осадков; из рис. 1.18 видно, что она присуща даже тем местностям, где отмечается отчетливо выраженный сезонный ритм. В наиболее резкой форме она прослеживается на нижней диаграмме, отражающей многолетние изменения количества осадков, выпадавших в Каире в течение января. В таких условиях любому

растению, запрограммированному на прорастание в ответ на действие некоего фактора, свидетельствующего о наступлении сезона дождей, навряд ли суждено было бы выжить. Действительно, прорастание пустынных растений чаще всего вызывается не какой-то приметой приближающихся дождей, а дождем как таковым.

Впрочем, организмам, реагирующим на изменение условий непосредственно, кое-чем приходится расплачиваться: некоторых преимуществ они лишены. Млекопитающему, у которого густота меха изменяется в ответ на похолодание, придется дрожать от холода до тех пор, пока смена волосяного покрова не завершится; но если это млекопитающее реагирует не на само похолодание, а на связанный с ним и предвещающий его сигнал (такой, например, как уменьшение долготы дня), то увеличение густоты волосяного покрова может начаться заблаговременно. Реагирование на подобные сигнальные стимулы весьма характерно для тех животных и растений, которые существуют в условиях, изменяющихся с явной и относительно стабильной цикличностью.

Существует соблазн писать о живых существах так, будто они способны к предвидению (либо об условиях среды так, будто они предсказуемы); хочется написать и о предзнаменованиях, позволяющих организмам строить планы на будущее. На первый взгляд циклические особенности образа жизни как будто бы согласованы с какими-то прогнозами; на самом же деле это совсем не так. Циклические особенности представляют собой признаки, возникшие в результате естественного отбора в условиях многократно переживавшихся в прошлом циклических изменений среды обитания. Строение и образ жизни живого существа предопределяются не его собственной способностью к предвидению будущего, а жизнью и смертью предшествовавших поколений.

Явления, подобные ночному мраку и зимним холодам, связаны с течением времени, и продолжительность их можно измерить, а наступление — предугадать, используя в качестве часов Солнце (высота Солнца над горизонтом может служить мерой времени суток, а продолжительность светового дня — показателем времени года). К этим внешним часам некоторые организмы присовокупили свои собственные внутренние физиологические часы (эндогенный ритм). Такие часы нужно время от времени сверять с солнечными и устанавливать по ним, но и без сверки физиологические часы могут функционировать довольно долго.

Способ переживания каким бы то ни было организмом циклических изменений в окружающей его среде зависит от продолжительности его жизненного цикла. Перед тем, как разделиться и образовать две новые клетки, особь из размножающей-

ся популяции одноклеточных водорослей, подобных хлорелле (*Chlorella*), быть может, проживет всего лишь один день и одну ночь. Жизнь дуба, слона, кита или человека вмещает многократную смену весны, лета, осени и зимы, а с ними — голодовок и пресыщений в сезоны нехватки и изобилия пищи. Если жизненный цикл организма непродолжителен, то вся его активная жизнь может быть втиснута в коротенький отрезок годового цикла и подчинена реализуемой в течение одного короткого сезона жесткой программе развития и смены особенностей образа жизни. Именно такой образ жизни ведут орехотворки: они вылетают из куколок как раз тогда, когда на растениях, служащих им хозяевами, появляются листья или цветки. Если же, напротив, жизненный цикл продолжителен по сравнению с годовым, то организму не так-то просто достигнуть высокой специализации. Засушливые или холодные периоды он может переносить в состоянии летнего либо зимнего покоя — впадая в спячку, если это соня, или теряя листву, если это листопадное дерево; но он может обладать и достаточно гибкой системой функций, позволяющей поддерживать жизнедеятельность на более или менее высоком уровне в течение круглого года (как у белого медведя или вечнозеленого дерева). В эволюции большинства организмов неизбежно противоречие между двумя решениями. Первое состоит в том, чтобы поддерживать активную жизнедеятельность в течение очень короткого отрезка годового цикла и при этом точно соответствовать складывающимся в это время условиям; второе — в том, чтобы сохранять активность в любых условиях, справляясь так или иначе с чем угодно, но, может быть, не преуспевая ни в чем.

Жизненные циклы большинства птиц и млекопитающих длиннее календарного года, и многие мелкие млекопитающие, в условиях климата с отчетливо выраженной сезонностью, зимуют, впадая в спячку, т. е. снижая интенсивность обмена и прячась в укромных местах. Многие другие млекопитающие поступают иначе: на изменение условий существования они отвечают изменением степени теплоизоляции тела. В наиболее резкой форме сезонные изменения густоты меха отмечаются у крупных млекопитающих (Hart, 1956). Теплоизолирующая способность зимнего меха черного медведя на 92% выше, чем летнего. Подобные циклические изменения толщины, густоты и окраски наружных покровов характерны для сезонных реакций тех животных, которые не могут избежать неблагоприятного времени года; но из всех сезонных ритмов поведения и образа жизни подвижных животных самые замечательные — те, что предполагают перемещения. Это могут быть перемещения в убежища, а могут быть и массовые переселения в иные климатические области (наподобие ежегодных миграций северных оленей, бизонов и многих птиц). Укорененным высшим растениям и

прикрепленным животным этого, конечно, не дано, зато именно у этих организмов можно наблюдать примеры наиболее ярко выраженных сезонных ритмов, затрагивающих особенности их строения.

Для многих водных растений годовой цикл изменения условий внешней среды предстает прежде всего в виде колебаний уровня воды; на эти сезонные ритмы могут накладываться хаотические изменения, вызываемые сильными засухами или внезапными наводнениями. В прибрежной части водоема произрастают растения самых разнообразных форм. Растения, растущие возле уреза воды, обычно снабжены воздушными листьями, которые при погружении в воду резко снижают фотосинтетическую активность и даже повреждаются. Листья растений, растущих на несколько более глубоких местах, обычно плавают на поверхности воды. На еще более глубоководных участках у растений полностью погруженные, длинные, гибкие лентовидные листья, не повреждаемые быстрым течением. А в наиболее глубоководной зоне растут растения с погруженными и тонко рассеченными листьями. Для многих растений характерны листья лишь одного из перечисленных специализированных типов. Кроме того, у многих водных растений одна и та же особь может нести на себе листья более чем одного типа. Такой *фенотипический полиморфизм* расширяет пределы колебаний уровня воды, при котором возможна эффективная жизнедеятельность этих растений.

Различные типы соответствия между растениями и изменяющейся средой обитания можно обнаружить даже в пределах одного подрода *Batrachium* (шелковник) рода *Ranunculus*. Среди растений этого подрода есть растения *мономорфные*, строение которых соответствует тому уровню воды, при котором они чаще всего растут. Два из них, *R. hederaceus* и *R. omiophyllus*, несут на себе только плавающие листья и обычно встречаются на болотах и мелководьях. У трех других — *R. fluitans, R. circinatus* и *R. trichophyllus* — листья всегда погруженные и тонко рассеченные; эти шелковники встречаются обыкновенно на более глубоких местах или на быстром течении.

Прочие шелковники (именуемые также водяными лютиками) различаются по тому, каким образом осуществляется переход от образования листьев одной формы к образованию листьев другой формы. У *R. aquatilis* тип листа предопределяется продолжительностью светового дня и температурой в момент закладки, т. е. *не* уровнем воды, а сезонным сигнальным стимулом (см., например, *Bradshaw*, 1965). Рост растения начинается весной, и в течение некоторого времени оно образует погруженные листья. Со временем оно дорастает до поверхности, но и после этого образование погруженных листьев может продолжаться еще некоторое время. Затем, в ответ на температурные

и фотопериодические условия, растение неожиданно выбрасывает плавающие листья. Но если такие растения содержатся в условиях короткого светового дня, то они продолжают образовывать тонко рассеченные листья — независимо от того, погружены они в воду или нет. У других водяных лютиков (например, у *R. flabellaris*) на определение типа формируемого листа влияют преобладающие условия водного режима. Форма листа (а он может быть либо плавающим, либо погруженным и лентовидным) предопределяется условиями обводнения, воздействующими на растение во время закладки листа, а если условия внезапно изменяются, то растение остается при листьях «неподходящего» типа (так бывает, например, при резком падении уровня воды).

Для организма, который не может избежать неблагоприятных условий, наиболее эффективным решением проблемы выживания в изменяющейся среде могут оказаться сезонные изменения особенностей строения. В засушливых местообитаниях фенотипический полиморфизм бывает еще более резким, чем у водных растений. Некоторые растения в течение одного года образуют три поколения листьев, причем листья каждого из поколений обладают своим характерным строением. У *Teucrium pollium* во время влажного сезона образуются сравнительно крупные листья. Во время более засушливого сезона они опадают, а на смену им приходят мелкие листья, или чешуйки. Иногда исчезает и эта «вторая» листва, и растение проводит наиболее засушливый период лишь с зелеными стеблями да колючками (Orshan, 1963).

1.7. Пары видов

Среди наиболее ярких примеров соответствия между организмами и средой мы находим такие, в которых налицо возникновение зависимости организмов одного вида от организмов другого вида. Именно так обстоит дело во многих случаях взаимоотношений между потребителями и их пищей, например, в случае зависимости коала от листвы эвкалипта (*Eucalyptus*) или гигантской панды от побегов бамбука. Целый комплекс особенностей строения, обмена веществ и поведения удерживает животное в рамках его узкой пищевой ниши и не позволяет ему воспользоваться тем, что в иных обстоятельствах могло бы показаться вполне пригодным дополнительным источником пищи. Такие же жесткие соответствия характерны для взаимоотношений между некоторыми паразитами и их хозяевами (гл. 11). Например, видоспецифичные ржавчинные грибы приспособлены к существованию в совершенно определенной и четко ограниченной среде, а именно в организме хозяев строго определенных видов.

Если в ходе эволюции между двумя различными видами возникла обоюдная зависимость, то соответствие может быть еще жестче. Два убедительных примера — мутуалистическая связь между азотфиксирующими бактериями и корнями бобовых растений и зачастую очень тонкое взаимное соответствие между насекомыми-опылителями и цветками опыляемых ими растений (гл. 12). Наиболее тесные соответствия между организмами и средой возникли в тех случаях, когда решающим фактором жизнедеятельности организмов одного вида является присутствие организмов другого вида: в таких случаях вся среда обитания одного организма может исчерпываться другим организмом.

Если популяция подвержена воздействию изменяющихся факторов физической среды (если, например, она существует в условиях непродолжительного вегетационного периода, повышенного риска заморозков или засухи, многократного применения гербицидов), то организмы могут в конце концов приобрести постоянную разностороннюю устойчивость. Сами физические факторы в результате эволюции организмов ни преобразовываться, ни эволюционировать не могут. При взаимодействии же организмов различных видов изменения одних организмов приводят к переменам в жизни других, и любой из взаимодействующих видов может создавать условия отбора, направляющие эволюцию другого вида. В ходе такого процесса *коэволюции* межвидовое взаимодействие может постоянно усиливаться и углубляться, а результат этого процесса мы можем наблюдать в природе как пару видов, загнавших друг друга в колею все более и более углубляющейся специализации.

Взирая на многообразие живой природы, трудно устоять перед чувством удивления, восхищения и очарования тем, что так легко принять за совершенство. Не надо забывать, что способность удивляться и восхищаться — это специфическая черта биологии нашего собственного вида! Будучи естествоиспытателем, эколог докапывается до причин и следствий; ему не пристало удовлетворяться «объяснениями», предназначенными лишь для того, чтобы показать, каким образом в сей самый миг все «достигло совершенства в этом лучшем из миров».

Глава 2
Условия

2.1. Введение

Чтобы понять причины географического распространения и формирования численности организмов того или иного вида, нужно многое знать. Это и история вида (гл. 1), и то, какие ресурсы необходимы для жизнедеятельности особей этого вида (гл. 3), и рождаемость, смертность и миграция особей (гл. 4 и 5), и природа внутри- и межвидовых взаимодействий (гл. 6 и 12), и влияние условий окружающей среды. Настоящая глава посвящена обсуждению ограничений, налагаемых на организмы условиями среды.

«Условие» мы определяем как изменяющийся во времени и пространстве абиотический фактор среды обитания, на который организмы реагируют по-разному в зависимости от его силы. Примеры таких факторов — температура, относительная влажность воздуха, pH, соленость, скорость течения и концентрация загрязняющих веществ. В присутствии некоторых организмов условия могут изменяться: растения подчас изменяют pH почвы, под пологом леса меняется температура и влажность; но в отличие от *ресурсов* (гл. 3), условия организмом не расходуются и не исчерпываются и ни один организм не в состоянии сделать их недоступными или менее доступными для других организмов.

В идеальном случае для данного вида можно было бы указать такую «оптимальную концентрацию» или такой уровень (степень выраженности) условия, при которых жизнедеятельность особей этого вида протекает наилучшим образом, а также такие уровни (как менее, так и более высокие по сравнению с оптимальным), при которых по мере удаления от оптимума жизнедеятельность постепенно угасает (рис. 2.1). Трудность состоит в том, чтобы точно определить, что означает «наилучшим образом». Оптимальными условиями следует считать те, при которых особи данного вида оставляют наибольшее число потомков (т. е. оказываются наиболее приспособленными). Практически, однако, выявить такие условия бывает очень нелегко. Приходится упрощать ситуацию и измерять влияние внешних условий на некоторые отдельные выборочные признаки, например на скорость роста, размножение, интенсивность дыхания или выживаемость. Впрочем, влияние изменения условий в оп-

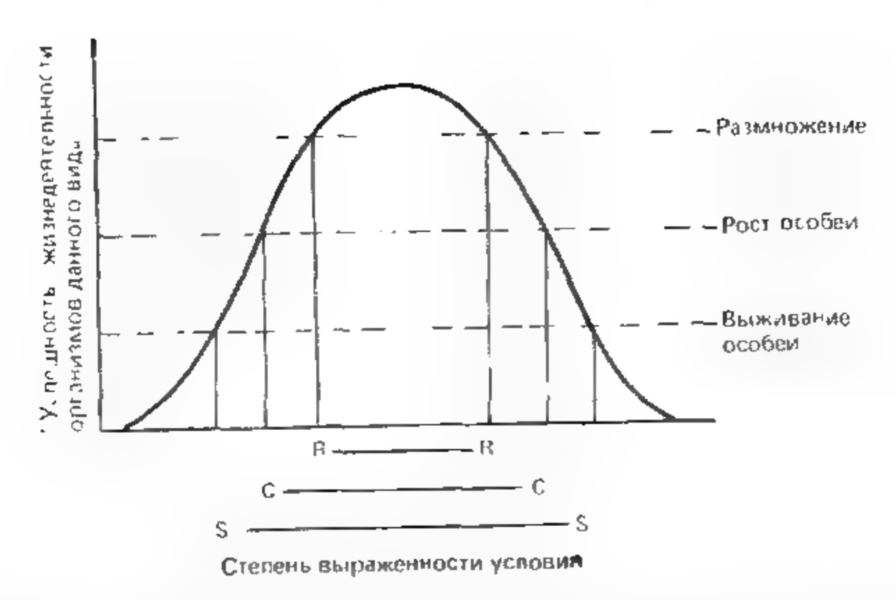


Рис. 2.1. Обобщенное графическое изображение зависимости проявлений жизнедеятельности организмов данного вида от степени выраженности внешнего условия. Узкий интервал, в пределах которого особи могут размножаться (R—R), обычно предопределяет те условия, в которых возможно длительное существование вида (впрочем, сколь угодно длительное существование некоторых растений может, по-видимому, поддерживаться исключительно за счет вегетативного роста).

ределенном диапазоне на все эти разнообразные показатели обычно бывает неодинаковым; например, пределы изменения условий, допускающие выживание особей, как правило, шире пределов, допускающих рост или размножение (рис. 2.1). Кроме того, конкретная форма кривой реагирования на внешнее условие — а кривая может быть симметричной или асимметричной, «широкой» или «узкой» — зависит от видовой принадлежности организма, от характера условия и от того, какая из реакций организма избрана нами для изучения.

Одно из условий, а именно температуру, мы рассматриваем в этой главе довольно подробно. По-видимому, температура — важнейшее из условий, влияющих на жизнедеятельность организмов. Мы выводим некоторые общие принципы, а затем в свете этих принципов рассматриваем прочие условия.

2.2. Температура и организмы

2.2.1. Принципы классификации

Гомойотермные и пойкилотермные организмы. — Эндотермные и эктотермные организмы.

При изучении взаимосвязей между организмами и температурой окружающей среды принято подразделять все организмы на два типа. Одна из возможных классификаций предполагает деление организмов на «теплокровных» и «холоднокровных»; термины эти, однако, субъективны и неточны, и мы ими поль-

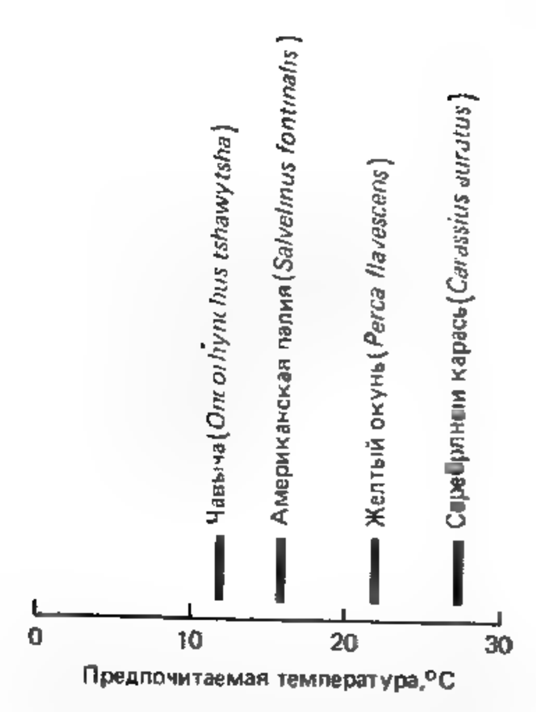


Рис. 2.2. Характерные температуры, предпочитаемые рыбами четырех видов. В условиях созданного в лаборатории температурного градиента рыбы собирались в тех местах, где поддерживались эти температуры. Перед началом опыта все рыбы выдерживались при температуре 15 °С. (Из Ferguson, 1958.)

зоваться не будем. Несколько более удовлетворительная классификация предусматривает деление живых существ на *гомойотермных* и *пойкилотермных*: гомойотермные организмы при изменении температуры окружающей среды поддерживают примерно постоянную температуру тела, тогда как у пойкилотермных организмов она изменяется. Впрочем, и эта классификация обладает одним существенным недостатком: даже у таких классических гомойотермных животных, как птицы и млекопитающие, во время зимней спячки или оцепенения температура тела понижается; вместе с тем у некоторых пойкилотермных животных (например, у антарктических рыб) она колеблется в пределах каких-то десятых долей градуса, потому что температура их окружающей среды практически неизменна. Более того, многие организмы, относимые к пойкилотермным, наделены хотя бы частичной способностью к регулированию температуры тела — пусть это даже всего-навсего поведенческая реакция, состоящая в перемещении в нужном направлении вдоль температурного градиента. Например, рыбы каждого из четырех видов, помещенных в лаборатории в условия температурного градиента, собираются в месте с предпочитаемой ими температурой воды (рис. 2.2).

Более удовлетворительным будет деление на *эндотермов* и *эктотермов*. Эндотермные организмы регулируют температуру тела за счет внутренней теплопродукции, а эктотермные полагаются на внешние источники тепла. Грубо говоря, такое деление соответствует различию между птицами и млекопитающими («эндотермами»), с одной стороны, и прочими животными, растениями, грибами и простейшими («эктотермами») — с другой; но и это различие не абсолютно. Многие пресмыкающиеся, рыбы и насекомые (например, некоторые пчелы, бабочки и стрекозы) в состоянии некоторое время регулировать температуру тела, используя для этого вырабатываемое внутри организма тепло; у некоторых растений (например, у *Philodendron* и скунсовой капусты) метаболическое тепло поддерживает относительно постоянную температуру внутри цветков; в то же

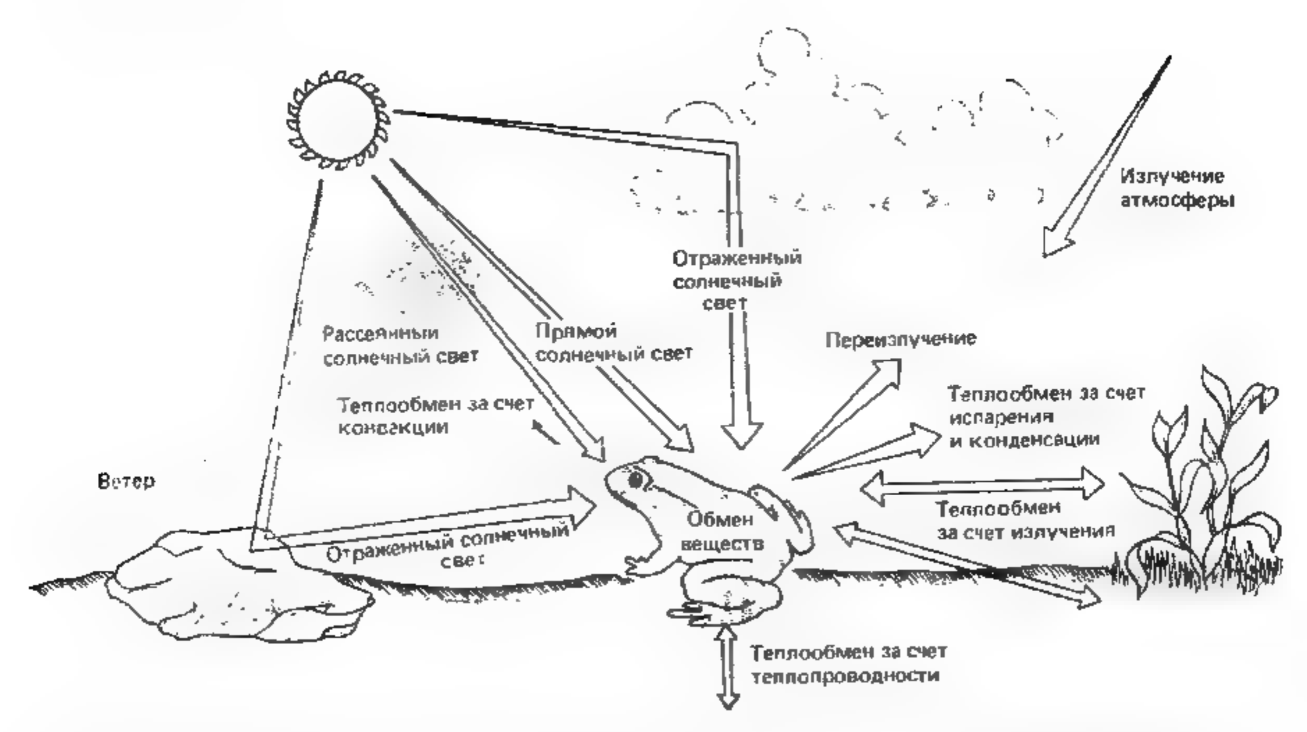


Рис. 2.3. Схематическое изображение путей теплообмена между эктотермным организмом и разнообразными окружающими его физическими телами. (Из Hainsworth, 1981, по Gates, Porter, 1970.)

время некоторые птицы и млекопитающие при необычно низких температурах ослабляют или приостанавливают эндотермическую регуляцию температуры тела (Bartholomew, 1982).

Несмотря на все эти оговорки, деление живых существ на эндотермных и эктотермных или на гомойотермных и пойкилотермных может оказаться не бесполезным: это та самая печка, от коей предстоит танцевать. Начнем мы с довольно подробного рассмотрения теплообмена у эктотермных организмов, а затем в разд. 2.2.11 перейдем к эндотермным.

2.2.2. Теплообмен у эктотермных организмов

Эктотермы регулируют поступление и отдачу тепла, но лишь в ограниченной степени.

Все организмы получают теплоту из окружающей среды и отдают ее также в окружающую среду; кроме того, они вырабатывают ее и сами, хотя бы в качестве побочного продукта обмена веществ. Типичные пути теплообмена между эктотермным организмом и окружающей средой указаны на схеме, приведенной на рис. 2.3. Впрочем, почти все эктотермы регулируют или притормаживают фактически осуществляемый по одному или нескольким из этих каналов теплообмен (см. Bartholomew, 1982). Механизмы такой регуляции весьма разнообразны. Некоторые из них закрепились в характерных особенностях определенных видов (примером служат отражающие свет блестящие или серебристые листья многих пустынных растений), дру-

гие представляют собой простые поведенческие реакции (подобные стремлению забиться в тень, наблюдаемому при высокой температуре у многих пресмыкающихся). Есть среди них и более сложные формы поведения (такие, например, как у саранчи, изменяющей интенсивность нагрева своего тела солнечными лучами путем изменения «позы»), а есть и сложные физиологические реакции (например, дрожание летательной мускулатуры у шмелей).

Несмотря на наличие всех этих свойств, предохраняющих организм от пассивных колебаний температуры (таких же, как у безжизненного и неподвижного черного ящика), температура тела эктотермов претерпевает значительные изменения, следующие за изменениями температуры окружающей среды. Происходит это по трем причинам. Во-первых, регуляторные возможности многих эктотермов (в особенности растений) крайне ограничены. Во-вторых, эктотермы, согласно определению, в общем и целом зависят от внешних источников тепла: животное в состоянии переместиться в более теплое или более прохладное место лишь в том случае, если такое место найдется, а согреться на солнце — лишь тогда, когда оно светит. В-третьих, регулирование температуры обходится не даром. На средства управления тепловым балансом приходится расходовать энергию: она нужна, например, и для образования отражающей кутикулы, и для отыскания подходящего места. К тому же животное, подставляющее свое тело под солнечные лучи, иной раз выставляет его и напоказ хищнику. Если в определенных условиях затраты на регулирование температуры тела превосходят его выгоды, то естественный отбор будет работать против регулирования. Таким образом, эффективность терморегуляции обычно отражает компромисс между затратами и выгодами.

2.2.3. Температура и обмен веществ

Температура, скорости реакций и число одновременно протекающих физиологических процессов.

Несмотря на существование межвидовых различий, воздействие различных температур на эктотермные организмы подчиняется некоему общему правилу. По сути дела, интерес представляют три температурных интервала: температуры угрожающе низкие, угрожающе высокие и промежуточные. В промежуточном интервале с повышением температуры скорости метаболических реакций возрастают (рис. 2.4). Это возрастание, как правило, неплохо аппроксимируется экспоненциальной зависимостью, характеризуемой обычно «температурным коэффициентом» Q_{10}. Значение Q_{10}, равное 2,5 (рис. 2.4, отражающий типичный пример), означает, что с повышением температуры тела

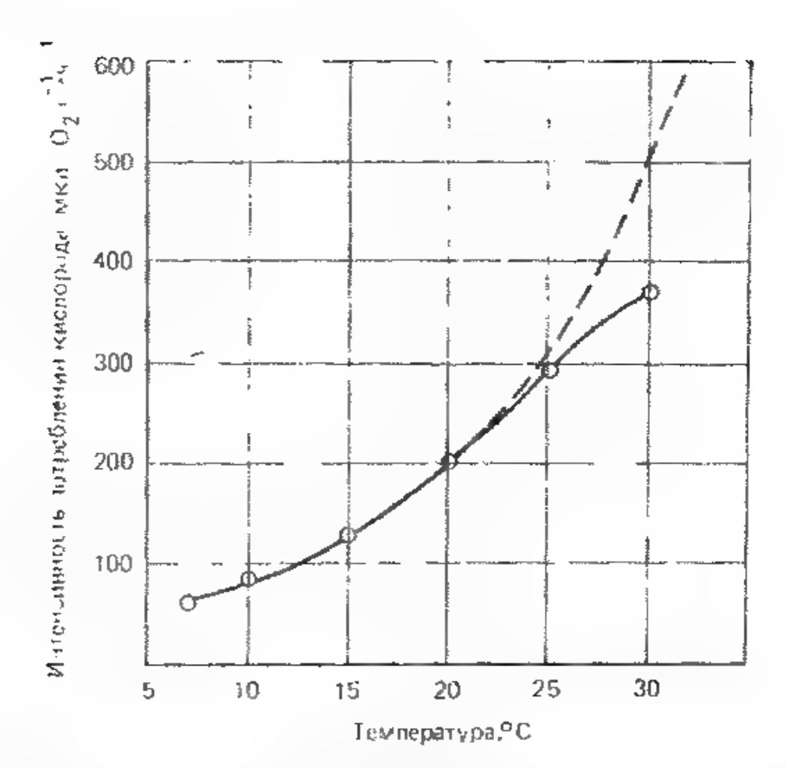


Рис. 2.4. Скорость потребления кислорода колорадским жуком возрастает по мере повышения температуры (сплошная линия). На большей части охваченного температурного интервала с повышением температуры на каждые 10 °С эта скорость увеличивается в 2,5 раза (Q_{10}=2,5). Штриховая линия показывает, как выглядел бы график, если бы Q_{10} при самых высоких температурах не понижалось, а сохраняло бы постоянное значение, равное 2,5. (Из Schmidt-Neilsen, 1983, по Marzusch, 1952.)

на каждые 10 °С скорость метаболических реакций возрастает в 2,5 раза. Очевидное следствие состоит в том, что при низких температурах эктотермные организмы поглощают ресурсы и включают их в обмен весьма и весьма медленно, а при высоких температурах — гораздо быстрее. Еще одно не вызывающее возражений следствие состоит в том, что некоторые физиологические процессы (такие, например, как дыхание) протекают во всем температурном интервале (пусть даже с различными скоростями), тогда как другие (нуждающиеся, быть может, в более интенсивном и устойчивом потоке вещества и энергии) — лишь при относительно высоких температурах. Размножение у эктотермов обычно происходит в более узком интервале температур, чем рост, а рост в свою очередь — в более узком, чем простое выживание.

2.2.4. Физиологическое время: концепция «градусо-дней»

При наблюдении за развитием эктотермного организма отсчет времени надлежит сочетать с измерением температуры.

Можно утверждать, что важнейший с экологической точки зрения аспект воздействия температуры (в том интервале, в котором она не смертельна) на эктотермов — это ее влияние на

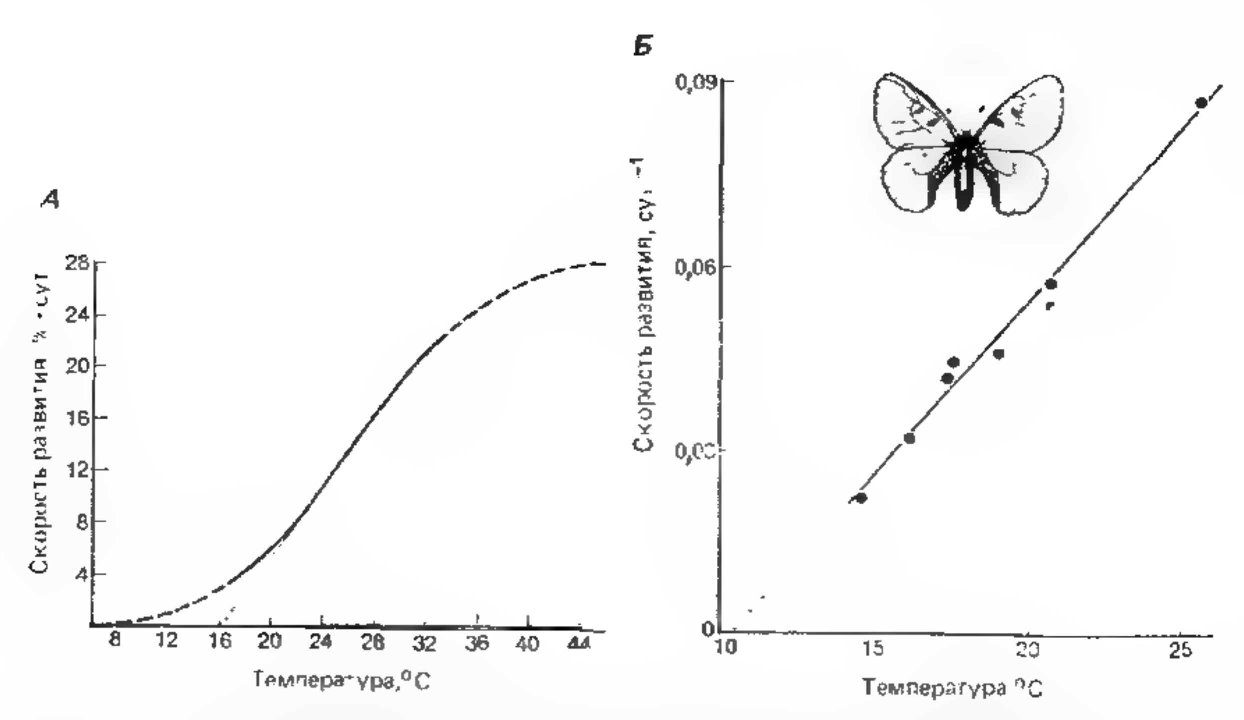


Рис. 2.5. Для завершения развития требуется определенное «физиологическое время». *А*. Для завершения развития вышедших из диапаузы яиц кузнечика *Austroicetes cruciata* требуется 70 градусо-дней (сверх физиологического порога развития, равного 16 °C); описываемая зависимость отклоняется от линейной лишь при самых низких и самых высоких температурах. (По *Davidson*, 1944.) *Б*. Для завершения развития личинки репницы (*Pieris rapae*) от вылупления из яйца до окукливания требуется 174 градусо-дня (сверх температурного порога, равного 10,5 °C). (По Gilbert, 1984.)

скорости их роста и развития. На рис. 2.5 приведены два типичных примера, и их важнейшая особенность выделяется необычайно ярко: если по вертикальной оси отложены значения скорости развития, а по горизонтальной — значения температуры тела, то обнаруживается широкий интервал значений температуры, в котором зависимость скорости развития от температуры линейна. Более того, при самых низких температурах отклонение зависимости от линейной весьма невелико, что же касается высокотемпературного интервала нелинейности, то, как правило, жизнь организмов протекает при температурах, не достигающих этого интервала. По этим причинам часто принимается следующее простое допущение: при температурах, превышающих «порог развития», скорость развития организма линейно возрастает с повышением температуры (рис. 2.5, *Б*).

Рис. 2.5 поясняет также наиболее существенное следствие соотношения между температурой и скоростью развития. Например, как видно из рис. 2.5, *А*, при 20 °C (т. е. при 4 °C выше порога) развитие яйца до момента вылупления занимает 17,5 сут, а при 30 °C (т. е. при 14 °C выше порога) — только 5 сут. Следовательно, при обеих температурах для завершения развития требуется 70 *градусо-дней* (или, точнее, «градусо-дней сверх порога развития»): 17,5·4 = 70 и 5·14 = 70. Столько же требуется для развития кузнечика при других нелетальных температурах.

Сходным образом бабочкам (рис. 2.5, *Б*) для завершения развития необходимо 174 градусо-дня сверх соответствующего порога. Таким образом, об эктотермах в отличие, например, от нас с вами, в частности, и от эндотермов вообще нельзя сказать, что для развития им требуется определенный промежуток *времени*. То, что им требуется — это некая комбинация времени и температуры, часто называемая *физиологическим временем*. Иначе говоря, время для эктотермов зависит от температуры, и если температура упадет ниже порога развития, то оно может воистину «остановиться».

Значение концепции градусо-дней (или, в общем случае, «температуро-времени») состоит в том, что она помогает нам понять временну́ю приуроченность событий и, следовательно, динамику популяций эктотермных организмов. В природе массовое отрождение кузнечиков и бабочек, упомянутых на рис. 2.5, в разные годы обычно приходится на разные даты, но неизменно происходит тогда, когда с момента начала развития (зимой) накапливается примерно одно и то же количество градусо-дней сверх порога. Стало быть, понять причины их появления, а тем более предсказать его можно лишь на основе представлений о физиологической шкале времени — той самой, что отсчитывает время не по нашей собственной, т. е. гомойотермической, мерке, а по мерке изучаемого эктотермного организма.

Практическое определение шкалы физиологического времени для данного организма может оказаться весьма затруднительным — особенно при учете последствий колебаний температуры; к тому же сама по себе линейная зависимость скорости развития от температуры — это не более чем аппроксимация, да и определение фактической температуры тела организма в природных условиях всегда сопряжено с известными трудностями. Но вообще-то концепцию физиологического времени стоит хотя бы иметь в виду. Каждый эколог обязан учиться видеть мир глазами изучаемого им живого существа.

2.2.5. Температура как стимул

Мы убедились, что температура как условие влияет на скорость развития эктотермных организмов. Но она может действовать и как стимул, предрешающий, начнется ли вообще развитие организма или нет. Например, для прорастания многих травянистых растений умеренных и арктических широт, а также альпийской зоны гор необходим период охлаждения или промораживания (или даже чередования высоких и низких температур). Чтобы растение смогло вступить в очередной цикл роста и развития, ему нужно пережить холод и получить тем самым физиологическое доказательство того, что зима миновала. Температура иногда взаимодействует с другими стимулами,

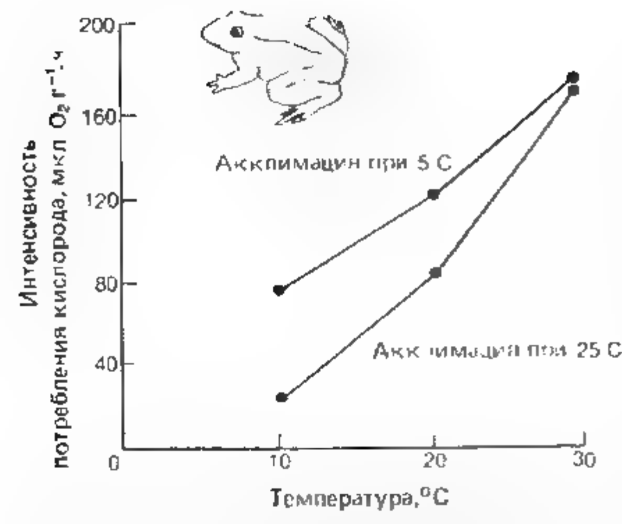


Рис. 2.6. Интенсивность потребления кислорода лягушками (*Rana pipiens*) при данной температуре зависит от температуры акклимации. (По Rieck et al., 1960.)

указывающими на прекращение периода покоя (и соответственно начало вегетации), например с продолжительностью светового дня. Для прорастания семян березы (*Betula pubescens*) необходим фотопериодический стимул, но если семя подверглось охлаждению, то оно прорастает и без светового стимула. При этом температуры, прерывающие период покоя, нередко сильно отличаются от тех, что впоследствии контролируют скорости роста и развития. Все сказанное практически в равной мере приложимо и к влиянию температуры на диапаузу насекомых (см. гл. 5): диапауза — по существу тот же период покоя.

2.2.6. Акклиматизация

Реакция данного эктотермного организма на температуру не неизменна: она зависит от того, какие температуры воздействовали на этот организм в прошлом. Выдержав особь в течение нескольких суток (или даже меньший срок) при относительно высокой температуре, можно сместить всю кривую реагирования особи на температуру вправо (по температурной шкале; рис. 2.6); выдержав ту же особь в течение нескольких суток при относительной низкой температуре, можно сместить соответствующую кривую влево. Если эти изменения происходят под влиянием условий содержания в лаборатории, то процесс обычно именуется *акклимацией* (рис. 2.6); если же он происходит в природных условиях, то его называют *акклиматизацией*. Заметим, однако, что разделяющий кривые реагирования «температурный сдвиг» меньше разности между соответствующими акклимационными температурами: компенсация имеет место, но она всего лишь частична. В природе акклиматизационные изменения могут улучшать соответствие между температурными реакциями эктотермного организма и динамикой температуры окружающей его среды, но акклиматизация требует определенного времени. Более того, чрезмерно быстрая акклиматизация может оказаться гибельной: организм, изменивший свои температурные предпочтения в результате потепления, в случае внезапного похолодания может за это поплатиться.

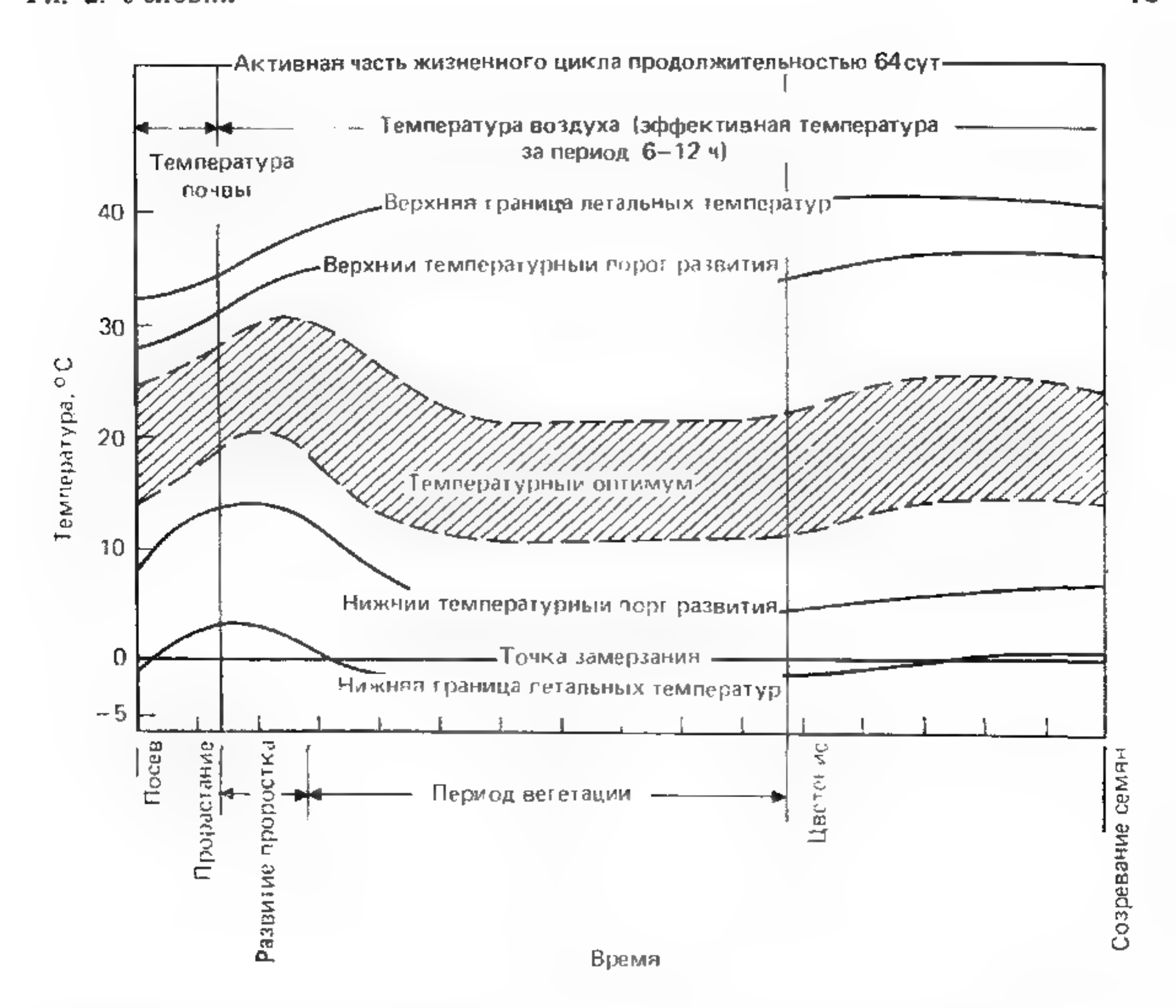


Рис. 2.7. Реакция гороха (*Pisum sativum*) на температуру зависит от стадии его развития. (По Wang, 1960.)

Независимо от акклиматизации температурные реакции организмов обычно изменяются в зависимости от достигнутой ими стадии развития (рис. 2.7). Наиболее резкие формы таких онтогенетических изменений, по-видимому, имеют место тогда, когда в жизненном цикле организма имеется стадия покоя; эта стадия, как правило, отличается от прочих стадий повышенной устойчивостью к крайним температурам, а также общим характером обменных реакций на температуру.

2.2.7. Высокие температуры

Смерть при высоких температурах может наступить в результате инактивации ферментов, нарушения обменного равновесия или от обезвоживания.

Важнейшее обстоятельство, связанное с угрожающе высокими температурами, заключается, по-видимому, в том, что они обычно превышают метаболический оптимум всего лишь на

несколько градусов. Это, вообще говоря, неизбежное следствие физико-химических свойств ферментов (см. Heinrich, 1977). Из-за этих свойств высокие температуры могут быть опасны тем, что влекут за собой инактивацию и даже денатурацию ферментов. Они могут представлять опасность и в том случае, если нарушают равновесие между различными составляющими обмена веществ: у растений, например, при высоких температурах дыхание осуществляется быстрее, чем фотосинтез, и поэтому растения «голодают», так как расходуют продукты обмена быстрее, чем образуют их (Sutcliffe, 1977). На деле же, однако, высокие температуры часто оказывают свое неблагоприятное воздействие на организмы не прямым путем, а посредством их обезвоживания. Всем наземным организмам приходится беречь воду, и при высоких температурах быстрая потеря воды может привести к гибели. Противодействие же потерям воды путем изоляции испаряющих поверхностей (например, закрытия устьиц у растений или дыхалец у насекомых) тоже небезопасно, потому что испарение — это важное средство снижения температуры тела. Таким образом, влияние высоких температур в подобных случаях решающим образом зависит от относительной влажности воздуха в окружающей организм среде: чем ниже относительная влажность, тем выше опасность обезвоживания. В этом смысле к температуре и влажности практически невозможно относиться как к отдельным, не связанным одно с другим условиям.

Гибель от перегрева может также зависеть от продолжительности воздействия («времени экспозиции»). Например, у многих эктотермных животных «тепловой шок» в определенном интервале высоких температур обратим: животное выходит из состояния этого шока (без видимых последствий), стоит только понизить температуру, и лишь при еще более высоких температурах гибель наступает незамедлительно.

Как и температурные реакции вообще, реакции на высокие температуры подвержены воздействию акклиматизации. В жизненном цикле организма могут также быть стадии, обладающие особо высокой устойчивостью по отношению к высокой температуре. Это относится прежде всего к покоящимся структурам, подобным покоящимся спорам грибов, цистам нематод и семенам растений; их устойчивость объясняется, видимо, естественной обезвоженностью. Сухие пшеничные зерна могут выдерживать температуру в 90 °С до 10 мин, но стоит вымочить их в течение 24 ч, и температура в 60 °С убивает их примерно за 1 мин (Sutcliffe, 1977).

2.2.8. Низкие температуры

«Закалка» растений. — Низкие температуры замедляют обмен веществ. — Повреждение холодом. — Гибель при низкой температуре и образование кристаллов льда.

Различия между эктотермными организмами по тому, какие именно высокие температуры представляют для них опасность, весьма значительны; что же касается угрожающе низких температур, то в этом отношении эктотермы в общем более сходны. При температурах ниже примерно —1 °С многие из них погибают из-за повреждающего действия, причиняемого образованием кристаллов льда (особенно внутри клеток). Те же, что выживают и при более низких температурах (и нередко намного более низких), не погибают потому, что располагают физиологическими механизмами, предотвращающими образование ледяных кристаллов внутри клеток. Кристаллы сами по себе могут повредить клеточные стенки или какие-либо другие структуры, но куда важнее то, что на образование кристаллов уходит много воды, отчего концентрация остающегося в клетке раствора может повыситься до опасных пределов. Некоторые эктотермные животные, часто испытывающие воздействие низких температур, накапливают в растворах вещества, обладающие действием предотвращающих кристаллизацию антифризов. Физиологические механизмы, обусловливающие холодоустойчивость растений, рассматриваются в работе Сатклиффа (Sutcliffe, 1977).

У растений возникновение холодоустойчивости почти всегда предваряется периодом акклиматизации — тем, что садоводы называют «закаливанием». Бывает так, что летом растение не в состоянии перенести самые ничтожные заморозки, но, скажем, к середине октября (в Северном полушарии) оно обычно приобретает холодоустойчивость — иными словами, «закаливается» (рис. 2.8). Кроме того, морозостойкость значительно изменяется в зависимости от того, на какой стадии развития находится растение. Даже у чувствительных к морозу растений семена, как правило, выдерживают такие температуры, от которых проростки погибают. Примерно то же можно сказать и об эктотермных животных: те из них, что переживают морозные зимы, зимуют в виде особых устойчивых, покоящихся стадий жизненного цикла.

Впрочем, смертельными могут быть даже положительные температуры. При достаточно низких температурах обмен обычно замедляется и практически прекращается. Эктотермные животные впадают в оцепенение; у всех эктотермов по существу прекращается отправление обычных поддерживающих физиологических функций (не говоря уже о росте и размножении). Если такое замедление непродолжительно, то оно часто бывает безвредным; если же оно затягивается, то может ослабить орга-

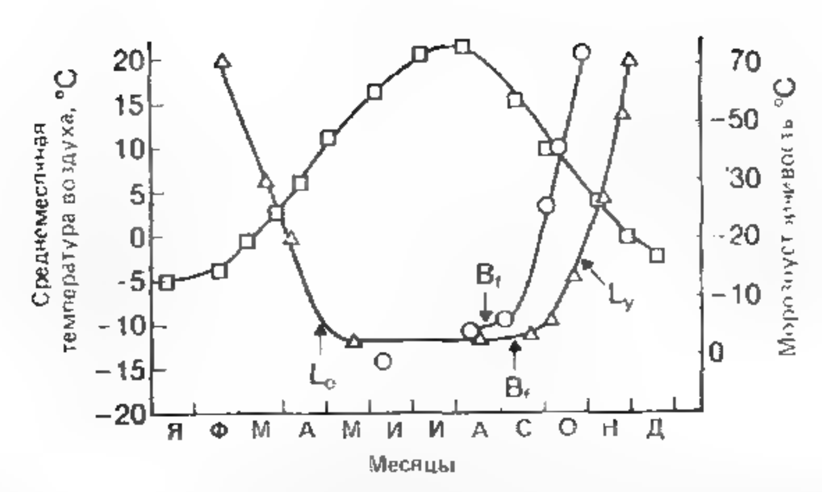


Рис. 2.8. Закаливание у растений: сезонная динамика морозоустойчивости *Salix pauciflora* (кружки) и *S. sachalinensis* (треугольники) и годовой ход среднемесячной температуры воздуха (квадраты) на горе Куродаке. L_o — раскрытие листьев; L_y — пожелтение листьев; B_f — закладка почек. (Из Sutcliffe, 1977, по Sakai, Otsuka, 1970.)

низм до такой степени, что он погибает или по крайней мере становится более уязвимым по отношению ко всем прочим факторам, обусловливающим смертность.

В частности, многие растения при температурах около 10 °С могут подвергнуться *холодовым повреждениям.* Их вероятная причина — нарушение структуры клеточных мембран, но нередко оно выражается и в нарушениях водообмена растения. Чтобы охлаждение вызвало какие-либо повреждения, оно в отличие от промораживания часто должно быть продолжительным; пониженная температура и время ее воздействия влияют на растение совокупно — подобно тому, что имеет место при угрожающе высоких температурах. Холодовым повреждениям подвержены и многие животные, в особенности те, которым в естественных условиях испытывать холодов не приходится.

2.2.9. Межвидовые и межрасовые различия

Индивидуальные различия по степени устойчивости к температурным воздействиям довольно незначительны в сравнении с различиями между видами, особи которых постоянно населяют разнотипные местообитания. Некоторые рыбы, например, столь же активны при 5 °С, как другие — при 30 °С; некоторые обитают в полярных водах при температурах между —1 и —2 °С, тогда как другие населяют тропические мелководья, прогретые примерно до 40 °С. Есть мухи, переносящие многократные охлаждения до —6 °С и многократно «воскресающие», а есть и жуки, живущие в воде, температура которой достигает 50 °С. Существуют водоросли, которые живут и размножаются при температурах свыше 70 °С, но существуют также мхи и лишайники, которые в состоянии выдержать охлаждение до —70 °С. Живое вещество в целом в руках эволюции куда податливее любого отдельно взятого вида.

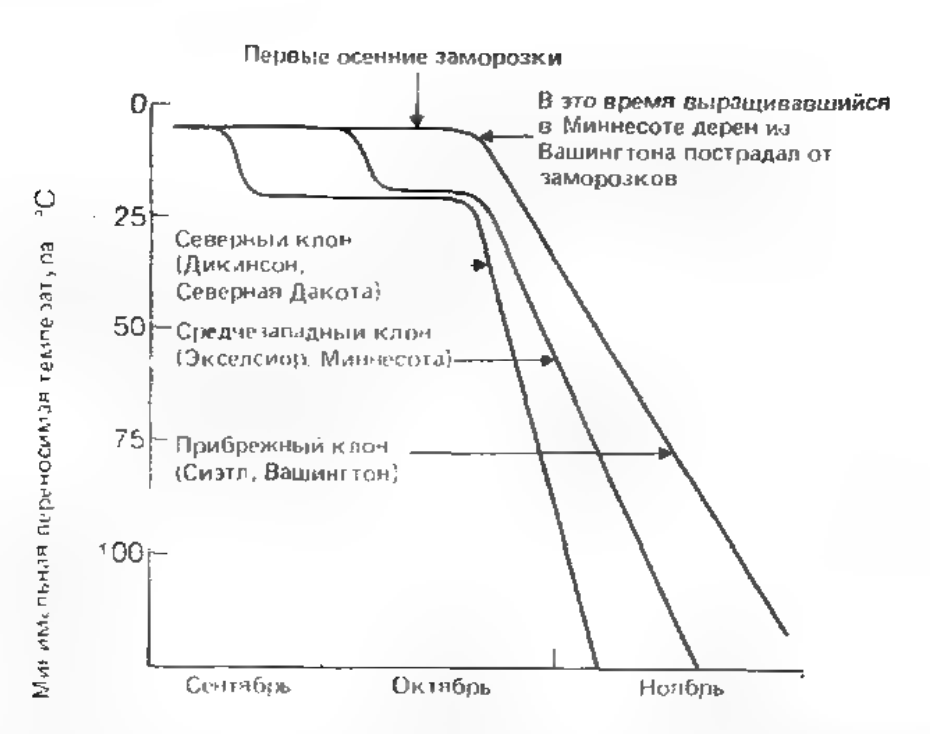


Рис. 2.9. Различия между тремя климатическими расами дёрена отпрыскового (*Cornus stolonifera*) по сезонной динамике холодоустойчивости. Кривые соответствуют клонам из шт. Северная Дакота, Миннесота и Вашингтон; все они выращивались в шт. Миннесота. (По Weiser, 1970.)

Тем не менее даже в пределах одного и того же вида между популяциями из различных мест часто существуют различия по характеру реакций на воздействия температуры, и различия эти нередко невозможно целиком списать на счет акклиматизации; скорее всего они представляют собой проявления генетических различий (рис. 2.9). Следовательно, было бы ошибочно полагать, что данный вид обладает некой *единой* нормой реагирования на температуру. Но все же влияние географических различий обычно не столь велико [возможные причины этого обсуждаются в работе Уоллеса (Wallace, 1960)], и для большинства видов можно указать характерные для них температурные реакции. Это обстоятельство ограничивает интервал температур, при которых особи данных видов могут существовать, а тем самым ограничивает и набор местообитаний, которые они могут занимать.

Известны, однако, поразительные примеры того, как посредством целенаправленного отбора на холодоустойчивость область географического распространения сельскохозяйственной культуры удавалось значительно расширить. Например, выведение сортов кукурузы, обладающих повышенной холодоустойчивостью и скороспелостью, позволило намного увеличить ту часть территории США, на которой возможно экономически выгодное возделывание этой культуры. Так, в шт. Айова и Иллинойс производство зерновой кукурузы в 1940—1949 гг. возросло по сравнению с 1920—1930 гг. соответственно на 21,6 и 27,3%, тогда как в более прохладном шт. Висконсин — на 54,3%. Уже в

1953 г. Висконсин впервые в истории занял первое среди всех остальных штатов место по урожайности зерновой кукурузы, а стремительное расширение области ее культивирования продолжалось. Нелепо предполагать, будто пределы выносливости организмов того или иного вида не поддаются изменению. Естественный отбор, которому растения подвергались во время оледенений и межледниковых промежутков, был, надо думать, не менее действенным, чем любые ухищрения современных растениеводов.

2.2.10. Теплообмен у эктотермов: заключение

Теперь можно набросать общую картину теплообмена у эктотермных организмов. Они могут погибнуть в результате даже непродолжительного воздействия очень низких температур и более продолжительного воздействия температур умеренно низких (впрочем, каких именно — зависит от видовой принадлежности организма и от того, на какой стадии развития он находится). Температуры, всего лишь на несколько градусов превышающие метаболический оптимум, тоже могут оказаться летальными. Однако то, что может произойти при температурах промежуточных, ничуть не менее важно, чем то, что происходит при температурах экстремальных. При температуре ниже оптимальной организм может не проявить должной расторопности в освоении ресурсов и проворства при бегстве от хищника. Важнее же всего то, что при этом он может оказаться способным лишь к весьма замедленному росту, развитию и размножению. Влияние температуры на эти разнообразные процессы сказывается на всем жизненном цикле организма, а также на его способности к воспроизведению себя в потомстве. Таким образом, существует некоторая оптимальная для эктотермного организма температура окружающей среды; существуют также верхняя и нижняя границы летальных температур, значение которых на определенных стадиях развития может быть особенно велико. При этом по мере удаления в обе стороны от оптимума температура среды становится все менее и менее благоприятной для длительного существования таких организмов. Роль таких нелетальных, но и не оптимальных (так называемых субоптимальных) температур исключительно велика.

2.2.11. Эндотермные организмы

Эндотермы в состоянии эффективно регулировать температуру тела, но расходуют при этом много энергии.

Картина терморегуляции у эндотермов в действительности принципиально не отличается от той, что наблюдается у эктотермов. Они различаются по степени развития способности к

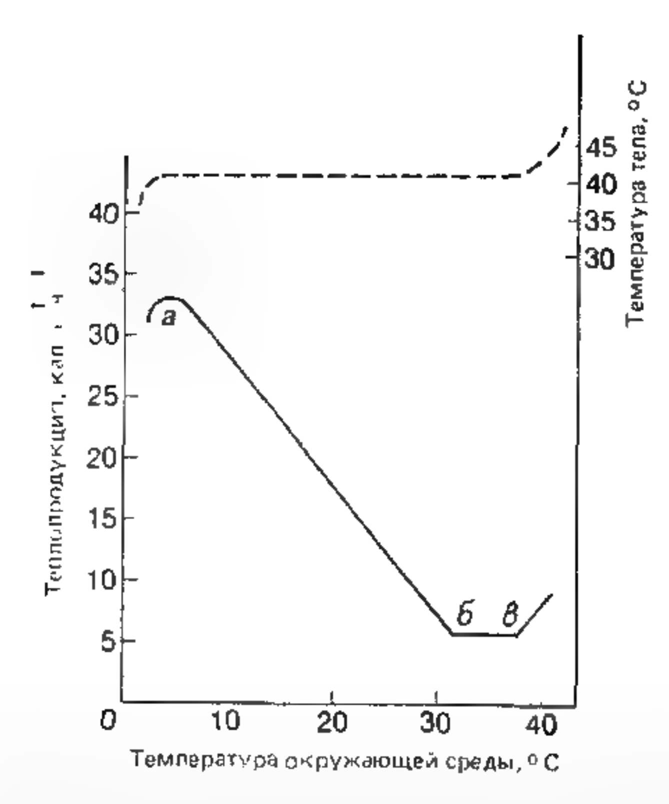


Рис. 2.10. При изменении температуры от нижней критической (соответствующей точке *б*) до соответствующей максимальной возможной удельной скорости продуцирования теплоты (т. е. до значения, равного абсциссе точки *а*) термостатическая теплопродукция эндотермного организма нарастает. При изменении температуры окружающей среды в пределах термонейтральной зоны (т. е. между нижней критической и равной абсциссе точки *в*) интенсивность обмена не изменяется. Если же температура, повышаясь, выходит за пределы термонейтральной зоны (*б—в*), то и интенсивность обмена, и температура тела возрастают. (По Hainsworth, 1981.)

поддержанию постоянной температуры тела; в основе же гомойотермности эндотермного организма лежит соотношение, подобное проиллюстрированному на рис. 2.10. В определенном диапазоне температур (в термонейтральной зоне) эндотермный организм потребляет энергию с некоторой «основной» скоростью; но с отклонением температуры среды в ту или иную сторону от этого диапазона эндотермному животному для поддержания постоянной температуры требуется все больше энергии. Более того, даже в пределах термонейтральной зоны эндотерм обычно потребляет энергию во много раз быстрее эктотерма примерно таких же размеров.

Скорость образования теплоты эндотермными организмами контролируется термостатической системой головного мозга. Температура их тела поддерживается на постоянном уровне — обычно между 35 и 40 °С, и потому они, как правило, отдают теплоту окружающей среде; теплопотери, однако, замедляются благодаря теплоизоляции в виде меха, перьев или подкожного жира, регуляции кровотока под поверхностью кожи и т. д. Если же скорость теплоотдачи необходимо повысить, то и этого можно добиться посредством регуляции подкожного кровообраще-

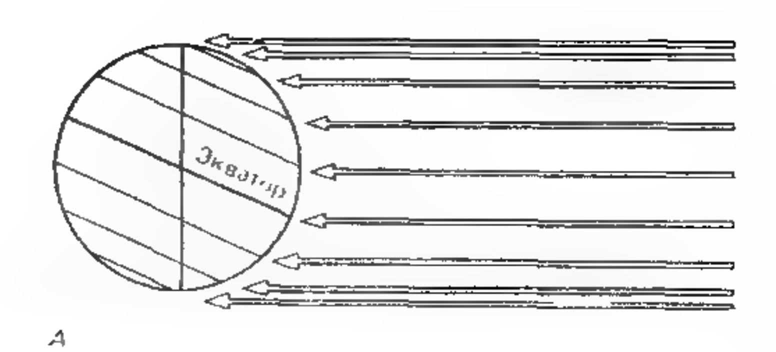
ния, а также с помощью целого ряда других физиологических механизмов, имеющихся и у эктотермов, например с помощью тепловой одышки или просто выбора подходящего места (Bartholomew, 1982). Взятые вместе, все эти механизмы и свойства наделяют эндотермов сильно развитой (хотя, впрочем, и не совершенной) способностью к регулированию температуры тела (рис. 2.10), что дает им два преимущества: постоянство уровня активности и возможность достижения намного более высокого (по сравнению с эктотермами) уровня «пиковой» («импульсной») активности. Но за эту способность они расплачиваются большим расходом энергии и соответственно повышенной потребностью в источнике энергии — пище.

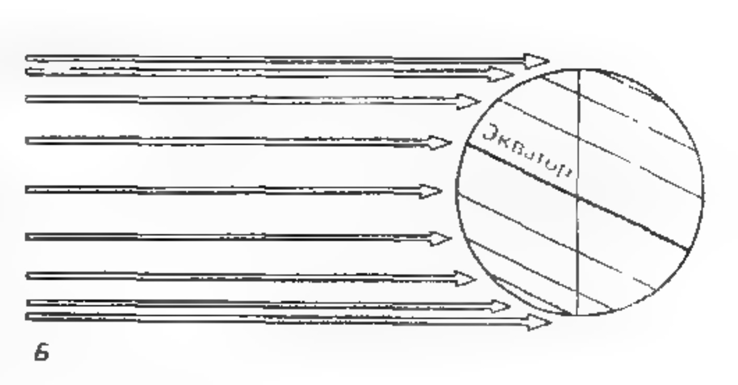
Было бы заблуждением утверждать, что эктотермы «примитивны», а эндотермы «прогрессивны». Правильнее было бы считать, что эндотермы придерживаются стратегии, приносящей большие выгоды, но сопряженной с немалыми затратами, а эктотермы — стратегии, предполагающей низкие затраты, но иной раз сулящей лишь весьма незначительные выгоды. В силу сказанного для эндотермов, как и для эктотермов, характерно наличие температурного оптимума (т. е. такой температуры окружающей среды, при которой энергозатраты минимальны), а также верхней и нижней границ летальных температур, за пределами которых способность организма к регулированию температуры тела оказывается явно недостаточной При этом по мере удаления в обе стороны оптимального значения температура среды становится все менее и менее благоприятной для длительного существования организмов, потому что в обмен на преимущества, которыми обладает каждый гомойотермный организм, при таких температурах приходится расходовать все больше и больше энергии.

2.3. Температура окружающей среды

Широтные и сезонные различия. — Высотные различия и континентальность климата. — Микроклимат. — Глубина.

Описав влияние различных температур на организмы, уместно обсудить вопрос о разнообразии температур, встречаемых в природе. Соответствующие температурные различия вкупе с их последствиями как раз и обусловливают ту роль, которую может играть температура, определяя распространение и численность организмов. Температурные различия можно поделить на семь основных групп: широтные, высотные, связанные с континентальностью климата, сезонные, суточные, микроклиматические и глубинные. Многие основные сведения об этих различиях, разумеется, общеизвестны.





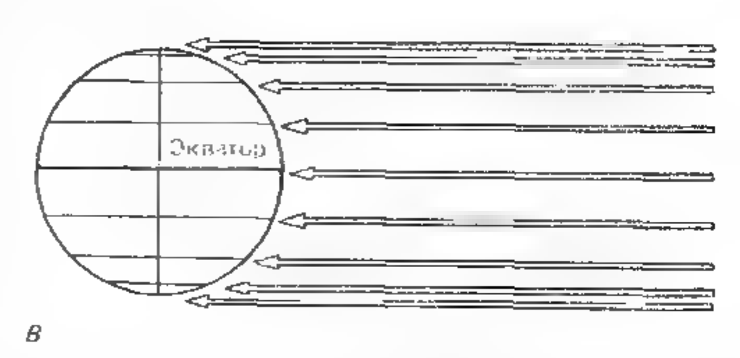


Рис. 2.11. *А*. Положение Земли на 22 июня: в Северном полушарии начинается лето, а в Южном — зима. В высоких широтах день долог, а в низких короток. Места, где солнечные лучи падают на земную поверхность под наибольшим углом, находятся севернее экватора. *Б*. Положение Земли на 22 декабря: наблюдается картина, противоположная по сравнению с *А*. *В*. Положение Земли на 21 марта и 23 сентября: в одном полушарии начинается весна, в другом — осень. Долгота дня на всех широтах составляет 12 часов. Место отвесного падения солнечных лучей приходится в точности на экватор.

Различия сезонные и широтные в действительности неразделимы. Как показывает рис. 2.11, угол наклона земной оси по отношению к плоскости околосолнечной орбиты Земли в течение годового цикла изменяется. По этой причине можно выделить лишь весьма приблизительные, «обобщенные» температурные зоны, показанные на рис. 2.12; причем необходимо помнить, что самые высокие температуры отмечаются не на экваторе, а в средних широтах: так, например, на территории США едва ли сыщется такое место, где отметка 38 °С никогда не оставалась далеко внизу; вместе с тем ни в Колоне (Панама), ни почти на самом экваторе в Белене (Бразилия) температура никогда не превышала отметки 35 °С (MacArthur, 1972).

На эти крупномасштабные географические закономерности накладываются влияния высоты над уровнем моря и «континентальности» климата. В сухом воздухе с подъемом на каждые 100 м температура падает на 1 °С, а во влажном — на 0,6 °С. Падение температуры — следствие «адиабатического» расширения воздуха, происходящего при понижении атмосферного давления, связанном с набором высоты. Проявления континентальности объясняются главным образом различиями между скоростями нагрева и охлаждения суши, с одной стороны, и водных

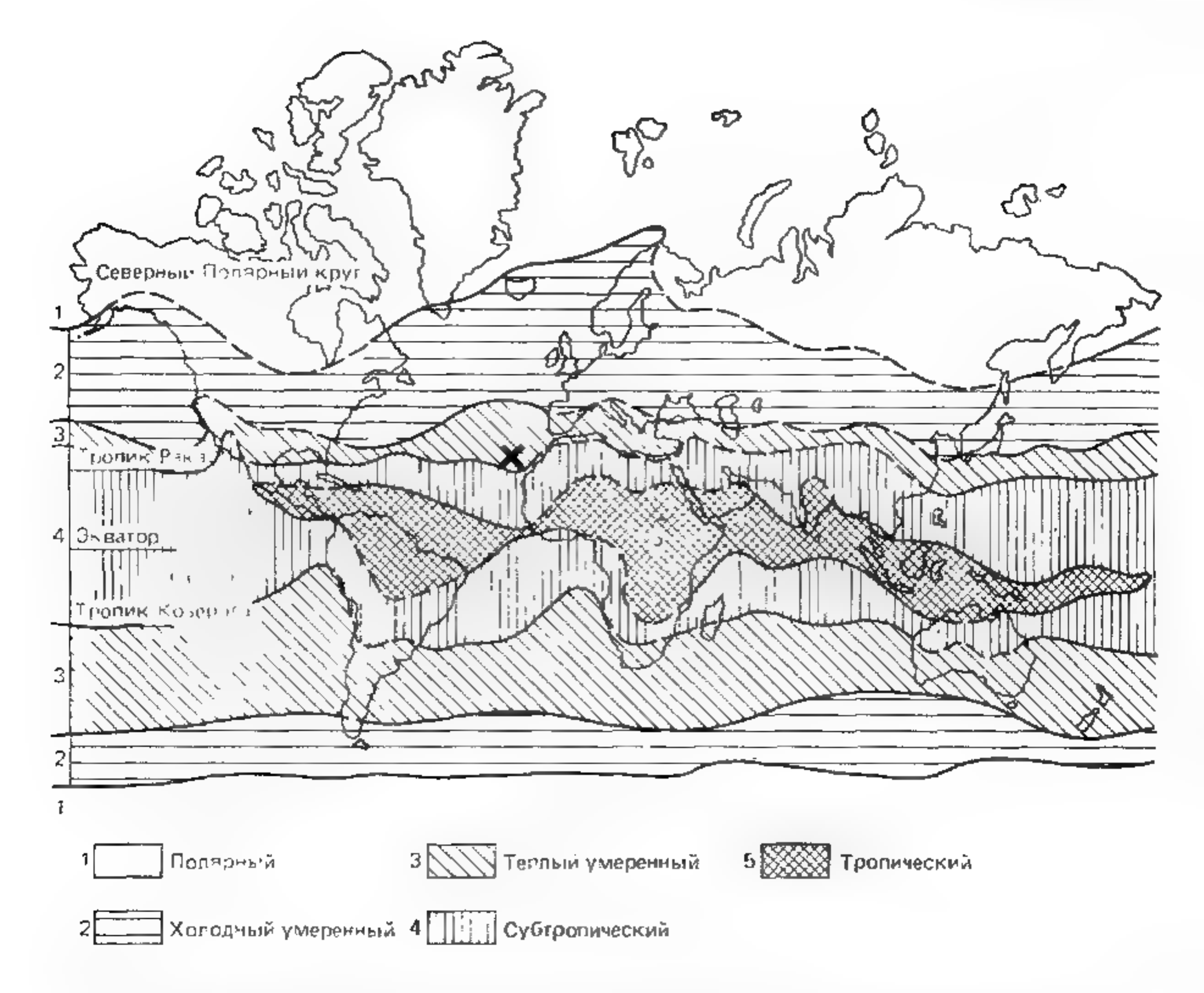


Рис. 2.12 Упрощенная схема подразделения поверхности Земли на пять основных климатических зон. (Жирным крестом отмечены Канарские о-ва; см. текст, с. 85.)

масс — с другой. Отражающая способность воды выше отражающей способности суши, поэтому суша нагревается быстрее; но и остывает она быстрее. По этой причине море оказывает на температурный режим прибрежных районов и особенно островов смягчающее, «морское» влияние: как суточные, так и сезонные колебания температуры в таких местах заметны гораздо менее, чем в других, расположенных на той же широте, но в глубине континента (рис. 2.13). Нечто подобное наблюдается и внутри массивов суши: местности засушливые и голые (например, пустыни) претерпевают более резкие сезонные и суточные колебания температур, нежели местности более увлажненные (например, леса).

Таким образом, за картой мира с изображенными на ней температурными зонами (рис. 2.12) скрывается множество различий сугубо местного характера. Есть, впрочем, и еще одно, гораздо менее широко осознаваемое обстоятельство, а именно то, что может существовать целый ряд еще более мелкомасштабных различий — *микроклиматических.* Вот лишь некоторые

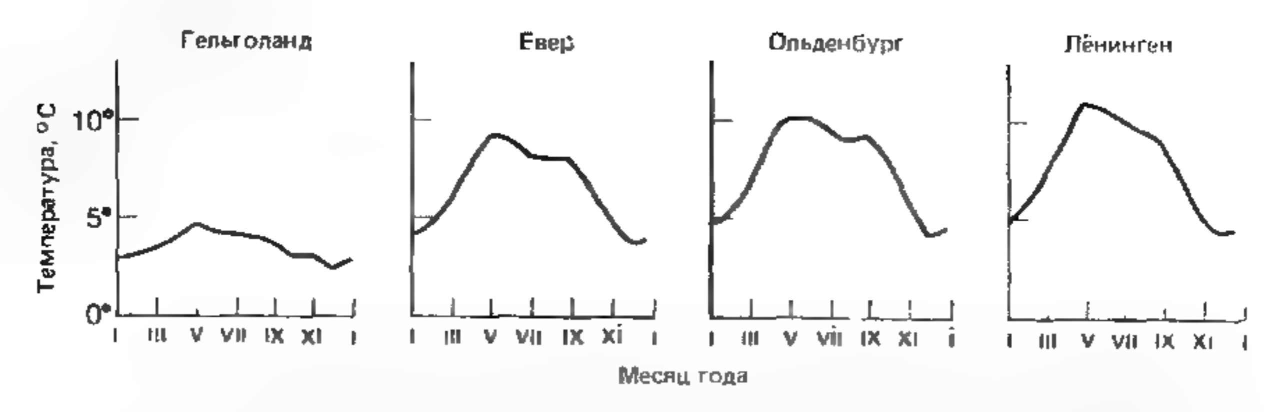


Рис. 2.13. Сезонная динамика средней суточной амплитуды температур в различных прибрежных районах и внутри материка. По мере удаления от побережья и ослабления смягчающего влияния моря размах колебаний температуры воздуха возрастает. Гельголанд — остров. Евер, Ольденбург и Лёнинген удалены от североморского побережья Зап. Германии соответственно на 11, 30 и 80 км. (По Roth, 1981.)

примеры (Geiger, 1955): в ночное время погружение плотного холодного воздуха на дно горной долины может привести к тому, что там будет на 31 °С холоднее, чем на краю долины всего лишь в 100 м выше; морозным зимним днем солнечные лучи могут нагреть обращенную к югу сторону ствола дерева (а заодно и кем-то заселенные расселины и трещины на ней) до целых 30 °С; на участке, покрытом растительностью, температуры воздуха в точках, разделенных вертикальным расстоянием в 2,6 м (на поверхности почвы и непосредственно над верхним ярусом листвы), могут различаться на 10 °С. Стало быть, для получения данных о влиянии температуры на распространение и численность живых существ вовсе не следует ограничиваться рассмотрением закономерностей, проявляющихся в глобальном или географическом масштабе.

Это становится очевидным и при изучении зависимости температуры от глубины (под поверхностью почвы или воды). Зависимость эта выражается двояким образом: во-первых, колебания температуры, имеющие место на поверхности, на глубине ослабляются («заглушаются», демпфируются) и, во-вторых, они сдвигаются назад по фазе; этот сдвиг тем заметнее, чем сильнее демпфирование. Степень выраженности обоих этих явлений возрастает как с увеличением самой по себе глубины, так и с понижением теплопроводности среды (у почвы она очень низка, у воды — несколько выше). Примерно на метровой глубине под поверхностью почвы суточные колебания температуры с амплитудой в несколько десятков градусов практически неощутимы, а на глубине нескольких метров исчезают даже годовые колебания.

2.4. Температура, распространение и численность организмов

Зависимость распространения от температуры: сведения общего характера. Заморозки и цереус гигантский. — Опосредованная связь отрицательных температур с распространением культуры персика. — Марена чужеземная и ее изотерма. — Balanus: что объясняет и чего не объясняет его изотерма. — Ситниковая моль: температура и распространение ее кормового растения. — Совокупное влияние температуры и концентрации кислорода на распространение рыб. — Правило Аллена, правило Бергмана и географические различия вообще. — Вблизи границ видовых ареалов особи соответствующих видов иногда сосредоточены в пределах специфических микроместообитаний. Заключение: влияние температуры и внешних условий вообще.

На первый взгляд кажется нелепым даже подвергать сомнению роль температуры (и вообще климата) как фактора, определяющего распространение и количественное обилие организмов. Размещение на поверхности Земли важнейших *биомов* явно соответствует положению основных температурных зон: ближе к полюсам расположена тундра, далее в направлении к экватору — хвойные леса, а по обе стороны самого экватора — дождевые тропические леса и т. д. (см. гл. 15). Подобным же образом при восхождении на расположенную в тропиках гору открылась бы картина появления и исчезновения различных видов животных и растений, явно отражающая постепенное похолодание и изменение климата вообще (рис. 2.14). Уже довольно давно известно (Hooker, 1866, цит. по Turrill, 1964), что животный и растительный мир островов, вообще говоря, напоминает

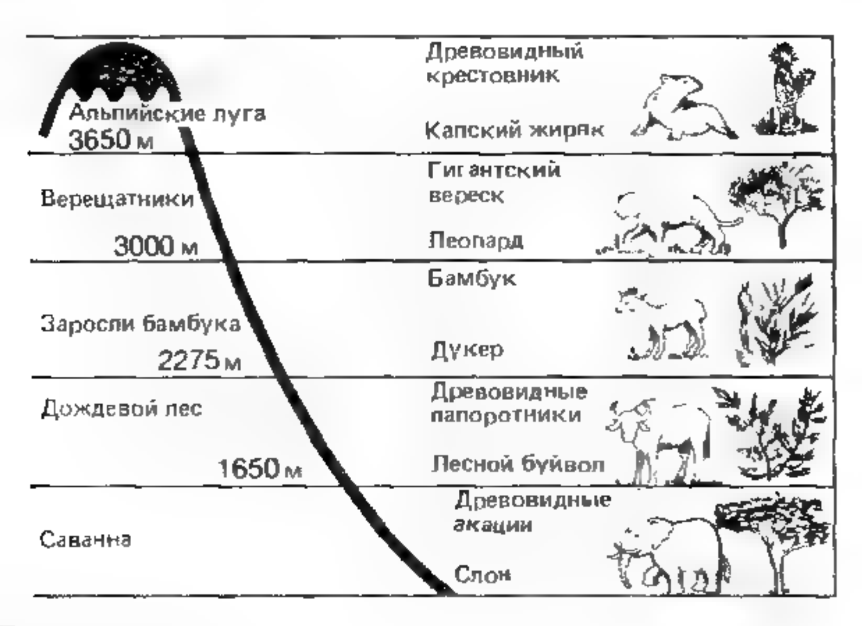


Рис. 2.14. Высотная зональность растительности и животного мира горы Кения. (По Cox et al., 1976.)

животный и растительный мир близлежащего материка, но на более высоких широтах (ближе к полюсу); именно так обстоит дело со «средиземноморской» флорой Канарских островов, лежащих недалеко от атлантического побережья Африки (рис. 2.12).

Но при внимательном изучении распространения организмов одного вида приписать температуре какую-то вполне определенную роль уже труднее. В некоторых случаях границы видового ареала можно связать с границами зон летальных температур, исключающих существование особей изучаемого вида. Например, важнейший фактор, ограничивающий распространение растений, — это, по-видимому, вымерзание; оно же бывает одной из основных причин гибели урожая. Вот один пример: гигантский цереус («сагуаро»), подвергшийся воздействию отрицательных температур в течение 36 ч, скорее всего погибнет; если же каждый день бывает оттепель, то гибель от холода ему не грозит. Северные и восточные границы его распространения в Аризоне соответствуют линии, соединяющей места, где дневных оттепелей иногда не бывает (рис. 2.15). Цереус, таким образом, не растет там, где невыносимые (летальные) температурные условия возникают хотя бы изредка — его не нужно убивать дважды.

Известно, что на полуострове Ниагара в канадской провинции Онтарио хорошо растут персиковые деревья; объясняется же это несколько более замысловатой, чем в примере с цереусом, картиной распространения летальных условий. Растут они там вовсе не оттого, что там так уж тепло, а оттого, что к тому времени, как *становится* тепло (и персиковые деревья соответственно акклиматизируются и утрачивают морозостойкость), вероятность поздних заморозков бывает уже ничтожно малой (MacArthur, 1972). Южнее, там, где смягчающее влияние озера Онтарио ослабевает, климат в среднем теплее, но поздние заморозки случаются чаще и персиковые деревья здесь произрастать не могут. Сказанное поясняет, что даже в тех случаях, когда распространение организмов определяется воздействием летальных условий, воздействие это может быть опосредованным, а механизм его — весьма тонким.

На рис. 2.16 приведены два примера более часто встречаемого типа связи распространения с температурой. В обоих случаях наблюдается тесное (но не идеальное) соответствие между границей видового ареала и «изотермой». Изотерма — это линия на карте, соединяющая точки, характеризующиеся одним и тем же средним за определенный период года значением температуры; ясно поэтому, что в примерах, приведенных на рис. 2.16, географическое распространение организмов связано с температурой. Вместе с тем само значение средней температуры как фактора, ограничивающего распространение, весьма сом-

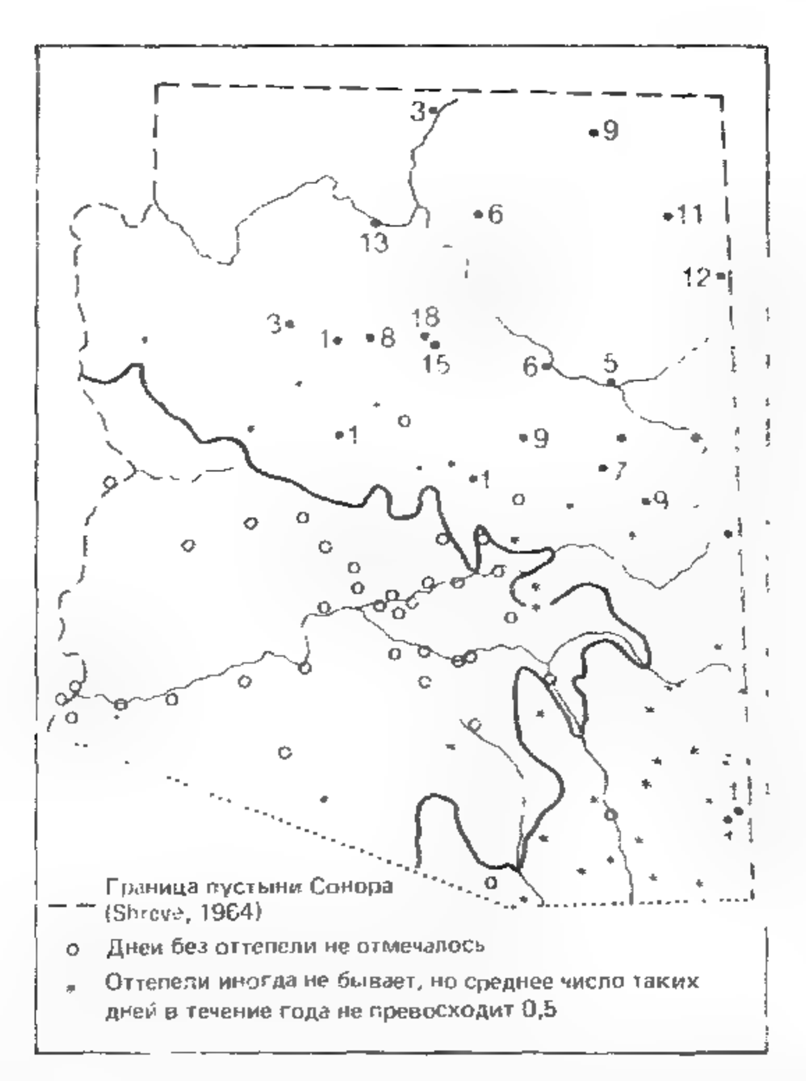


Рис. 2.15. Существует четкое соответствие между северной и восточной границей распространения гигантского цереуса в пустыне Сонора (штриховая линия) и границей зоны, за пределами которой в отдельные зимние дни не бывает оттепелей (жирная линия). Цифры указывают среднее число дней в году, в течение которых температура воздуха не поднимается выше нулевой отметки. (Из MacArthur, 1972 по Hastings, Turner, 1965.)

нительно. Так, например, марена чужеземная (*Rubia peregrina*) (рис. 2.16, *А*) выбрасывает новые весенние побеги в январе, и низкие температуры, разумеется, препятствуют их формированию. И все же 4,5 °С (отметка изотермы) — это вовсе не температурный порог формирования побегов. Средняя январская температура ниже 4,5 °С — это скорее всего просто указание на то, что в данной местности бывает довольно холодно, т. е. что температуры зачастую слишком низки для формирования побегов и что природная популяция марены чужеземной долго существовать не сможет.

Еще один, уже не столь простой пример приведен на рисунке 2.16, *Б*. На нем показана связь между южной границей распространения морского желудя *Balanus balanoides* и изолинией среднего значения зимней температуры поверхностных вод, равного 8 °С (Barnes, 1957; также Lewis, 1976). При высокой температуре воздуха (около 25 °С) это арктическое ракообраз-



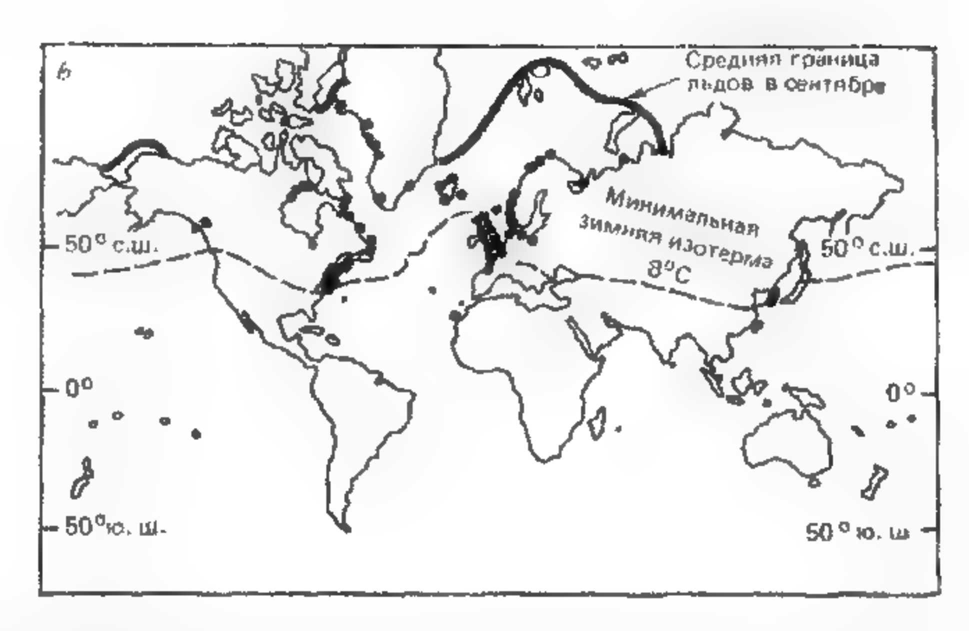


Рис. 2.16. *А*. Северная граница ареала марены чужеземной (*Rubia peregrina*) почти совпадает с январской изотермой 4,5 °C. (По Cox et al., 1976.) *Б*. Южная граница распространения морского желудя *Balanus balanoides* очень близка к изолинии минимального значения зимней температуры поверхностных вод, равного 8 °C. (По Barnes, 1957.)

ное погибает, а наиболее подходящие для его питания и дыхания температуры воды лежат в пределах 2—18 °С. Вместе с тем для размножения (а оно происходит зимой) требуются температуры достаточно низкие; полевые наблюдения, выполненные в Северной Америке, позволяют предположить, что созревание гонад и оплодотворение происходят только тогда, когда температура воздуха опускается ниже 10 °С и некоторое время (видимо, суток 20) выше этой отметки не поднимается. В общем рис. 2.16, *Б* наводит на мысль, что важнейшую роль в ограничении распространения морского желудя играет именно это необходимое условие размножения; в самом деле, к югу от зимней поверхностной изотермы 8 °С это ракообразное проникнуть не в состоянии. При этом связь между границей распространения и изотермой не прямая: она обусловлена только тем, что таким зимним температурам поверхностных вод должны, очевидно, предшествовать и достаточно низкие осенние температуры воздуха.

На самом деле в европейских водах играют роль, по-видимому, оба температурных барьера. К югу от южной границы распространения морского желудя летние температуры воздуха слишком высоки для выживания взрослых особей, а зимние — слишком высоки для созревания половых продуктов. Но вот на атлантическом побережье Северной Америки сезонные колебания температуры гораздо резче, и это меняет дело. Например, у берегов Южной Каролины, в 480 км к югу от южной границы распространения *Balanus*, зимние температуры все еще пригодны для размножения, из чего следует, что в этих местах слишком жарко только летом; все самые южные точки, в которых были обнаружены морские желуди, находятся, кстати, в затененных биотопах — на камнях и скалах, обращенных к северу. Кроме того, на тихоокеанском побережье Северной Америки температурные условия таковы, что *B. balanoides*, казалось бы, мог распространиться на 1600 км к югу от теперешней южной границы; мог бы, да не распространяется — как полагают, из-за неблагоприятных последствий конкуренции со стороны аборигенных морских желудей (*B. balanoides* сравнительно недавно проник в Тихий океан через Берингов пролив). Другими словами, те температурные условия, в которых *B. balanoides* не может образовать устойчивой популяции по причине конкурентного исключения, далеко не так жестки, как те, при которых он попросту погибает, и, стало быть, распространение его ограничивается не одной лишь температурой, а воздействием температуры на некое биологическое взаимодействие (т. е. конкуренцию).

Мак-Артур (MacArthur, 1972) указывал, что с подобными явлениями большинство из нас сталкивается ежедневно. Сады и дендрарии изобилуют растениями, которые в природных усло-

виях произрастают в каких-то иных местах — обычно таких, где намного теплее. В саду им удается выжить, а иной раз и буйно разрастись, но лишь при том условии, что их клумбы, грядки или приствольные участки пропалывают (т. е. что садовник удаляет их естественных конкурентов). Иначе говоря, в природе границы распространения некоторых из этих растений предопределяются не теми температурами, которые для них губительны, а теми, при которых они оказываются несостоятельными конкурентами. Заметим, однако, что многие другие экзотические растения выживают в садах и парках, но вот потомства не оставляют.

Конкуренция — это не единственная биологическая взаимосвязь, которая во взаимодействии с температурой ограничивает распространение организмов. Распространение многих животных, например, коррелирует с температурой, но на самом-то деле его ограничивает наличие или качество корма. Так, небольшая бабочка *Coleophora alticotella,* личинки которой питаются семенами чешуйчатого ситника *Juncus squarrosus,* встречается на поросших вереском склонах Кембрийских гор (Уэльс) практически повсюду — но не выше примерно 600 м. Выше этой отметки *Juncus* и растет, и цветет, а взрослые самки ситниковой моли, как и везде, откладывают на его цветки яйца; но температуры на этих высотах в общем слишком низки для образования полноценных семян, и поэтому только что вылупившиеся личинки моли погибают от голода (Randall, 1982). Опять-таки можно видеть, что температура действует не прямо, а через видоизменение некоторого биологического взаимодействия.

В ряде случаев изменения температуры тесно связаны с изменениями какого-либо иного условия среды (либо обилия какого-либо ресурса), так что они практически неразделимы. По-видимому, наиболее широко известный и хорошо изученный пример такой связи — это связь температуры с относительной влажностью (она обсуждается в следующем разделе). Еще один пример (он обычно касается активно плавающих водных животных) — это связь температуры с концентрацией кислорода в речной воде. Строго говоря, кислород следует рассматривать не как условие, а как ресурс, поскольку потребление его одним индивидуумом может, вообще говоря, понизить его доступность для других. Но все же в реках степень насыщения воды кислородом определяется в основном физическими факторами; в верхнем течении, где вода быстро перемешивается и подвергается интенсивной аэрации, она весьма высока, а в нижнем течении, где повышение температуры приводит к снижению концентраций растворенных в воде газов, — низка. Сейчас для нас особенно важно последнее, а именно то, что растворимость кислорода в воде с повышением температуры падает. В табл. 2.1 перечислены некоторые рыбы, характерные для различных участков

Таблица 2.1. В реках Британских о-вов существует четкое соответствие между потребностями различных рыб в кислороде и их температурными предпочтениями, с одной стороны, и условиями, в которых они встречаются, — с другой. Самые низкие температуры и самые высокие концентрации кислорода — в верхнем течении; самые высокие температуры и самые низкие концентрации кислорода — в низовьях рек. (По Varley, 1964.)

Характерный вид	Распространение	Концентрация кислорода, необходимая для выживания, мл/л	Верхняя граница летальных температур, °С	Температура, наиболее благоприятная для роста, °С
Форель (кумжа)	Верховья рек	5—11	<28	7—17
Щука	Среднее течение	4	28—34	14—23
Карп	Низовья	0,5	>34	20—28

британских рек, а также указаны требования, «предъявляемые» ими к температуре и концентрации кислорода. Ясно, что между распространением рыб и этими внешними факторами существует довольно жесткая связь. Распространение рыб, характерных для верховий (например, форели), ограничивается (хотя бы отчасти) тем, что с повышением температуры воды по мере движения вниз по течению потребность рыб в кислороде возрастает, тогда как концентрация его в воде убывает. Теми же обстоятельствами сдерживается и дальнейшее расселение вниз по течению рыб, характерных для среднего течения, например щуки. В таких случаях отделить температуру от концентрации кислорода невозможно: их физиологические эффекты взаимосвязаны, и на распространение рыб они воздействуют совместно. Вместе с тем границы расселения этих рыб вверх по течению следует увязывать либо с пониженными субоптимальными температурами воды и высокой скоростью течения, либо, быть может, с конкуренцией со стороны других рыб или с выеданием хищниками.

Как мы уже объясняли, животное может смягчить влияние температуры на организм, изменяя свое поведение; кроме того, оно может акклиматизироваться к различным температурам. У животных могут также возникнуть (в результате эволюции) различия между видами или между различными расами одного и того же вида. Все эти факторы неизбежно влияют и на распространение, и на численность организмов. Вот примеры влияния изменений (реакций на температурный режим), возникших эволюционным путем. У эндотермных животных, обитающих в холодном климате, выступающие части тела (уши, конечности) обычно бывают короче, чем у животных, сходных по прочим признакам, но обитающих в более теплом климате («правило Аллена»); лисы, олени и другие млекопитающие, характеризующиеся обширными ареалами, в областях с холодным климатом

часто бывают крупнее («правило Бергмана»). В обоих случаях очевидное объяснение состоит в том, что в условиях холодного климата эндотермные животные должны обладать меньшей (по отношению к объему) поверхностью тела, через которую они отдают тепло во внешнюю среду; у животных с одной и той же формой тела с увеличением его размеров отношение площади поверхности к объему неизбежно снижается. Однако, если правило Аллена, касающееся лишь изменения формы тела, приложимо, по-видимому, очень широко, то правило Бергмана, касающееся размеров тела, которые наверняка подвержены действию очень многих других факторов отбора, далеко не столь универсально. А вот еще один пример подобного рода, но несколько более специфический. На рис. 2.9 показана сезонная динамика холодоустойчивости отпрыскового дерена трех различных «климатических рас» при выращивании в одних и тех же условиях на родине одной из них (в шт. Миннесота, США). В большинстве своем растения умеренных широт поразительно стойки к наступающим в середине зимы холодам; при этом морозостойкость их зависит от «абсолютной» устойчивости, но не в меньшей мере — и от времени наступления холодов. Как и следовало ожидать, у расы, сложившейся в условиях более холодного климата, холодоустойчивость с приближением зимы возникала раньше.

Влияние изменений температуры, связанных с изменением географического положения, может смягчаться еще и благодаря сосредоточению особей в особых микробиотопах. Именно так обстояло дело с морским желудем *B. balanoides*. Другой пример — рыжая копьеуска (*Gomphocerripus rufus*); она широко распространена в континентальной Европе, но в Великобритании северная граница ее распространения проходит всего лишь в 150 км от южного побережья. Примечательно, что в Великобритании популяции копьеуски всегда приурочены к крутым, обращенным к югу и, стало быть, неплохо прогреваемым солнцем травянистым склонам. В других же частях ареала, расположенных южнее (как правило, в районах с более теплым климатом), это ограничение уже недействительно (т. е. копьеуски встречаются и в иных биотопах). Подобным же образом на севере Уэльса (вблизи южной границы распространения) дриаду восьмилепестковую *Dryas octopetala* можно встретить лишь не ниже 650 м над уровнем моря, тогда как в Сазерленде (Шотландия) она спускается до самого морского берега. Таким образом, границы географического распространения вида можно соотнести с границами его микробиотопического распространения, причем так, что основная причина ограничения расселения будет в обоих случаях одна и та же.

Итоги только что завершенному обсуждению роли температуры можно подвести в виде перечня основных положений.

Этому итоговому перечню мы придаем большое значение, поскольку формулируемые принципы применимы к любому внешнему условию — стоит лишь заменить термин «температура» термином «влажность», «соленость» или каким бы то ни было еще. На роли всех этих прочих условий мы вкратце остановимся в последующих разделах.

1. В некоторых случаях распространение организмов ограничивается непереносимыми (летальными) внешними условиями; если это так, то летальные условия вовсе не обязательно существуют постоянно — они могут возникать лишь время от времени: для ограничения дальнейшего распространения организмов этого вполне достаточно.
2. Гораздо чаще распространение организмов сдерживается из-за систематического возникновения субоптимальных (а не летальных) условий, влекущих за собой торможение роста, размножения или повышения вероятности гибели.
3. Воздействие субоптимальных условий нередко заключается в изменении исхода некоторого биологического взаимодействия между особями изучаемого вида и особями другого вида (или нескольких других видов).
4. Субоптимальные условия часто взаимодействуют (т. е. действуют совокупно) с прочими факторами, так что выделить одно-единственное условие в качестве самостоятельного фактора бывает невозможно.
5. Неблагоприятные последствия влияния субоптимальных условий зачастую смягчаются физиологическими и поведенческими реакциями организмов, а также в результате приобретения ими в процессе эволюции новых признаков.
6. Особи какого-либо вида, обитающие вблизи границ видового арела, населяют участки («пятна»), условия в которых наиболее близки к существующим в центре ареала.

2.5. Вода в наземных местообитаниях: относительная влажность

Наземным организмам приходится экономить воду, но их способности к экономии воды неодинаковы. — Для растений вода — и условие, и ресурс. Влияние относительной влажности воздуха на организмы опосредовано температурой и скоростью ветра, и ее трудно отделить от доступности воды вообще. — Многие «наземные» животные не покидают пределов переувлажненных местообитаний. — Относительная влажность воздуха и суточный ритм активности плодовой мухи. — Относительная влажность воздуха, температура и географическое распространение Tetraphis.

Живая материя всецело зависит от воды. Жизнь, как полагают, возникла в море, и биохимические и физиологические

процессы жизнедеятельности всех организмов в конечном счете протекают в воде, содержащейся в их органах, тканях и клетках. Наземные животные окружены воздухом, содержание воды в котором ниже, чем в их собственном теле; поэтому все они обычно теряют воду путем испарения, а также при выведении с водой конечных продуктов обмена веществ. Потери воды можно, однако, снизить посредством ограничения площади испаряющих поверхностей и повышения их защищенности, а также путем выделения сухих экскреторных продуктов. Компенсация потерь воды осуществляется еще и за счет получения воды с пищей и(или) питьем и в результате обменных процессов. В свете сказанного «условием», которое играет важную роль в жизни наземных животных, является *относительная влажность* воздушной среды. Чем выше относительная влажность, тем меньше различие между внешней и внутренней средой животного, а чем меньше это различие, тем меньше потребность в снижении потерь воды или в противодействии им. Существенно то, что животные различаются по своим способностям к снижению потерь воды и к противодействию им; различаются они, следовательно, и по своему отношению к тем значениям относительной влажности воздуха, при которых возможно их существование или которые ему благоприятствуют.

Наземные растения отличаются от наземных животных в двух существенных отношениях. Первое отличие состоит в следующем: надземные части растений испытывают такие же потери воды, как и животные, зато их подземные части (т. е. корни) непосредственно соприкасаются со средой, из которой с большей или меньшей легкостью (в зависимости от содержания воды в почве) они могут сразу же получить воду. Второе отличие состоит в том, что вода для растений в равной мере является и условием, и ресурсом, поскольку в основе питания растений лежит реакция между водой и двуокисью углерода в процессе фотосинтеза. (По этой причине роль воды довольно подробно обсуждается в следующей главе, посвященной ресурсам.) Тем не менее для наземных растений относительная влажность воздуха — существенное внешнее условие, ибо оно определяет скорость потери воды при испарении.

Влияние относительной влажности воздуха зачастую трудно отделить от влияния температуры. Дело попросту в том, что повышение температуры влечет за собой и повышение скорости испарения. Относительная влажность, приемлемая для организма при низкой температуре, при температуре более высокой может стать неприемлемой. Более того, сама температура, как и относительная влажность, иной раз воздействует на организм совместно со скоростью ветра; быстрое перемещение воздуха мимо испаряющей поверхности поддерживает градиент влажности и ускоряет испарение. И наконец, относительную

влажность окружающего воздуха часто бывает невозможно отделить от общей обводненности окружающей среды. Бессмысленно было бы, скажем, судить о том, что в пустыне важнее: низкая относительная влажность воздуха или общее безводье. Первопричина обоих явлений одна и та же, и оба они в совокупности суть характерные свойства определенной среды обитания, предполагающей морфологическую, физиологическую, поведенческую и онтогенетическую специализацию организмов. Стоит отметить, кстати, что и картину глобального распределения основных биомов (тундры, лесов умеренного пояса и т. д.) можно объяснить либо совместным действием температуры и среднего годового количества осадков, либо совместным действием температуры и относительной влажности воздуха (Whittaker, 1975).

Помимо этих глобальных различий существуют еще и микроклиматические различия по относительной влажности, и они могут быть более резкими, чем микроклиматические различия по температуре. Нередко, например, бывает так, что над самой поверхностью почвы, в гуще травянистого покрова, относительная влажность достигает едва ли не 100% (т. е. точки росы), тогда как непосредственно над травянистым ярусом (скажем, на расстоянии 40 см от поверхности земли) относительная влажность воздуха составляет лишь 50%.

Организмы, на распространении которых влажность сказывается наиболее явственно, — это те «наземные» животные, которые на самом-то деле по способам поддержания водного баланса остаются «водными». Земноводные, наземные равноногие ракообразные, нематоды, дождевые черви и моллюски по крайней мере на активных стадиях жизненного цикла приурочены к таким микроместообитаниям, где относительная влажность воздуха составляет 100% или близка к этому. Большая группа животных, на которых такое ограничение не распространяется, — это наземные членистоногие (к ним, в частности, относятся насекомые).

Впрочем, даже для насекомых потери воды при испарении нередко имеют решающее значение, что можно видеть на примере плодовой мухи *Drosophila subobscura*. Как и все насекомые, *D. subobscura* снабжена непроницаемым внешним скелетом, но при открытых дыхальцах она отдает воду через дыхательные поверхности; дыхальца же при достаточно высокой активности приходится открывать, *D. subobscura*, как правило, не покидает леса (где относительная влажность воздуха высока) и лишь изредка предпринимает вылазки на открытые пространства (где относительная влажность низка). Однако, что крайне примечательно, летает она (а полет самый энергоемкий вид ее жизнедеятельности) только в определенное время суток: сразу после рассвета и незадолго до сумерек. Именно в

это время держится самая низкая в течение светлого периода суток температура и самая высокая относительная влажность. Если бы *Drosophila* летала на открытые пространства днем, то она подверглась бы быстрому обезвоживанию. Добавим, что в открытых, засушливых местностях периоды ее активности втиснуты в еще более узкие временны́е рамки, чем в более влажных лесах (Inglesfield, Begon, 1981).

Классический пример совместного влияния относительной влажности и температуры воздуха на географическое распространение организмов приводится в работе Формана (Forman, 1964), изучавшего распространение мха *Tetraphis pellucida* в Северной Америке. Форман изучал зависимость роста мха в лабораторных условиях от различных сочетаний температуры, относительной влажности воздуха, pH почвы и освещенности, но установил при этом, что в природе последние два фактора никогда не бывают лимитирующими. Чтобы сопоставить свои экспериментальные данные по росту мха с природными климатическими условиями, он воспользовался информацией, накопленной метеостанциями по всей Северной Америке. На основе средних значений максимальных и минимальных температур каждого месяца и средних среднемесячных значений относительной влажности воздуха в ночное время Форман построил «теоретические» (т. е. ожидаемые на основе лабораторных данных по росту) картины географического распространения мха, а затем сопоставил их с фактическими. Как показывает рис. 2.17, *А*, соответствие оказалось довольно хорошим, но отнюдь не идеальным. Существенно, однако, что оно было гораздо более четким, чем в тех случаях, когда для построения «теоретических» ареалов Форман использовал сведения либо только о температуре, либо только об относительной влажности, либо о сочетаниях этих показателей, но основывающихся на более грубых оценках (например, при использовании среднегодовых значений температуры и относительной влажности) (см., например, рис. 2.17, *Б—Г*).

Отсутствие идеального соответствия на рис. 2.17, *А* объясняется, по-видимому, тремя основными причинами. Во-первых, могло быть упущено из виду какое-то неизвестное, но важное условие. Во-вторых, более подходящим могло оказаться какое-либо иное, более подробное описание температурного режима и режима относительной влажности. И наконец, в-третьих, климатические данные, предоставляемые метеостанциями, не учитывают микроклиматических различий, которые для мха наверняка имеют решающее значение. Несмотря на все эти недостатки, приведенные данные все же убедительно свидетельствуют о соответствии между влажностью, с одной стороны, и распространением и численностью организмов — с другой; кроме того, те же данные ясно указывают на то, какого рода информация

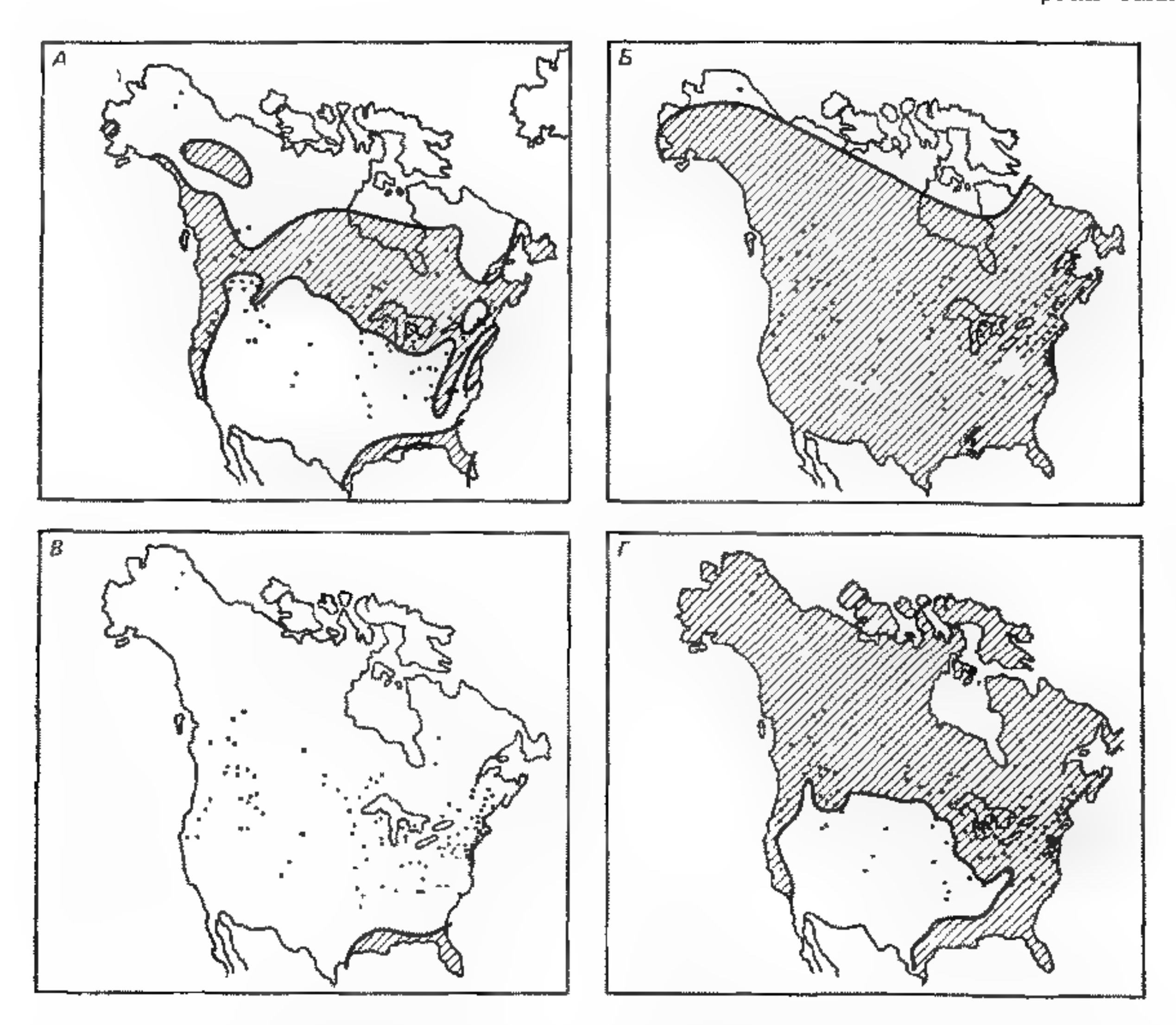


Рис. 2.17. *А*. Фактический ареал мха *Tetraphis pellucida* (точки) более или менее соответствует теоретическому (заштрихованные участки), построенному по максимальным и минимальным среднемесячным температурам и по среднемесячным значениям относительной влажности воздуха в ночное время. Наблюдаемое соответствие намного лучше, чем в тех случаях, когда теоретический ареал строится только по максимальным и минимальным среднесуточным температурам (*Б*), по среднегодовой температуре и среднегодовому значению относительной влажности воздуха в ночное время (*В*) или только по среднемесячным значениям относительной влажности воздуха в ночное время (*Г*). (По Forman, 1964.)

необходима для установления надежной причинной связи между индивидуальными реакциями организмов и их распространением в природе.

2.6. pH воды и почвы

И на суше, и в воде pH оказывает на организм как прямое, так и косвенное влияние. — Влияние кислых дождей на диатомовые водоросли.

pH почвы в наземных местообитаниях или воды в водных оказывает сильное влияние на распространение и численность организмов. Прямым следствием токсичных концентраций ионов

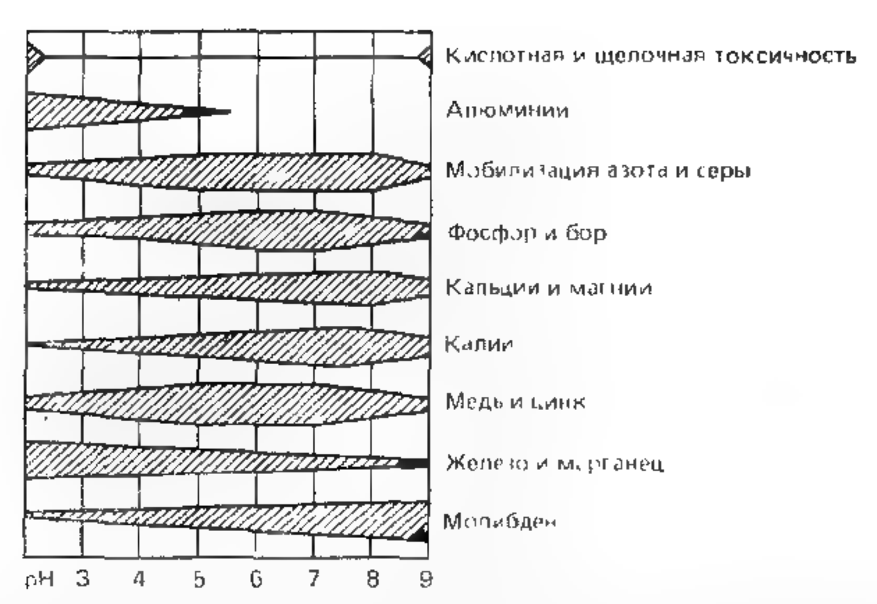


Рис. 2.18. pH почвы влияет на доступность элементов минерального питания растениям (степень доступности изображается шириной заштрихованной полосы). (По Larcher, 1975.)

H^+ или OH^- в почве (при pH соответственно ниже 3 или выше 9) является повреждение протоплазмы клеток корня большинства сосудистых растений. Кроме того, имеют место и непрямые следствия: pH почвы сказывается на степени доступности биогенных элементов и (или) на концентрациях ядовитых веществ (рис. 2.18). При pH ниже 4,0—4,5 минеральные почвы содержат так много ионов алюминия (Al^{3+}), что становятся высокотоксичными для большинства растений. Кроме алюминия, при низких pH в токсичных концентрациях могут содержаться еще железо и марганец (в виде ионов Fe^{3+} и Mn^{2+}), которые вообще-то совершенно необходимы растениям. На другом конце шкалы значений pH серьезной проблемой может стать нехватка тех же самых биогенных элементов. В щелочных почвах железо, марганец, фосфаты (PO_4^{3-}) и некоторые микроэлементы оказываются связанными в составе сравнительно малорастворимых соединений, и растения обеспечены ими плохо. Пределы устойчивости по отношению к pH почвы у разных растений различны, но лишь очень немногие из них способны расти и размножаться при pH ниже 4,5.

Примерно так же обстоит дело с животными, населяющими реки, пруды и озера; с повышением кислотности воды видовое разнообразие обычно снижается. Повышенная кислотность может воздействовать на животных тремя путями: 1) прямо — нарушая процесс осморегуляции, работу ферментов или газообмен через дыхательные поверхности; 2) косвенно — повышая концентрации токсичных тяжелых металлов (особенно алюминия) в результате катионного обмена с донными осадками; 3) косвенно — снижая качество и разнообразие доступных животным источников пищи [при низком pH подавляется, например, раз-

витие грибов (Hildrew et al., 1984), а водная растительность нередко отсутствует или менее разнообразна, чем в водоемах с нормальным pH воды].

В том, какова роль pH в воде и в почве, можно усмотреть некоторые важные параллели. В обоих случаях влияние pH бывает либо прямым (при токсичных концентрациях ионов H^+ или OH^-), либо косвенным. Косвенное влияние осуществляется либо через взаимодействие между двумя различными условиями (pH и концентрациями ядовитых веществ), либо через взаимодействие между *условием* (pH) и степенью доступности *ресурса* (например, фосфатов, становящихся менее доступными наземным растениям при высоком pH почвы, или биомассы грибов, которыми питается какое-нибудь речное беспозвоночное и которых становится меньше при низком значении pH воды).

Обсуждая в настоящей главе взаимосвязь между организмами и условиями их существования, мы пока что выделяли лишь пространственный аспект распространения организмов. В противоположность этому результаты недавнего исследования микроскопических диатомовых водорослей, обитающих и обитавших в одних и тех же озерах, привлекли внимание к тому, как изменение условий может порождать временные сдвиги относительного обилия организмов различных видов. На рис. 2.19 показано, как за минувшие 400 (или несколько более) лет изменился видовой состав диатомовых водорослей озера Раунд-Лох-оф-Гленхед (Шотландия). Керн донных осадков, содержащий накопившиеся в нем и поддающиеся определению остатки диатомей, был подвергнут послойному анализу; данные этого анализа отчетливо свидетельствуют о значительной и резкой убыли тех водорослей, о которых известно, что они лишь изредка встречаются в воде с pH ниже 5,5 (например, *Anomoeoneis vitrea и Tabellaria flocculosa*), а также о сопровождавшем эту убыль подъеме численности водорослей, характерных для кислых вод (например, *Eunotia veneris и Tabellaria quadriseptata*). Основной причиной подобных изменений, описанных применительно к целому ряду самых разнообразных европейских и североамериканских озер, явились, по-видимому, *кислые дожди* (Battarbee, 1984). Со времен промышленной революции сжигание ископаемого топлива, неизбежно сопровождающееся выбросом в атмосферу различных загрязняющих веществ (прежде всего двуокиси серы), приводило к отложению сухих ацидогенных частиц и выпадению дождя, вода которого по сути дела представляла собой слабую сернистую кислоту. Имеющиеся у нас сведения об устойчивости различных диатомовых водорослей по отношению к pH воды позволяют примерно воссоздать историческую картину изменения pH воды того или иного озера; результаты подобной реконструкции применительно к

озеру Раунд-Лох-оф-Гленхед приведены на рис. 2.19. Приблизительно с 1850 г. по настоящее время значение pH понизилось примерно с 5,5 до 4,6.

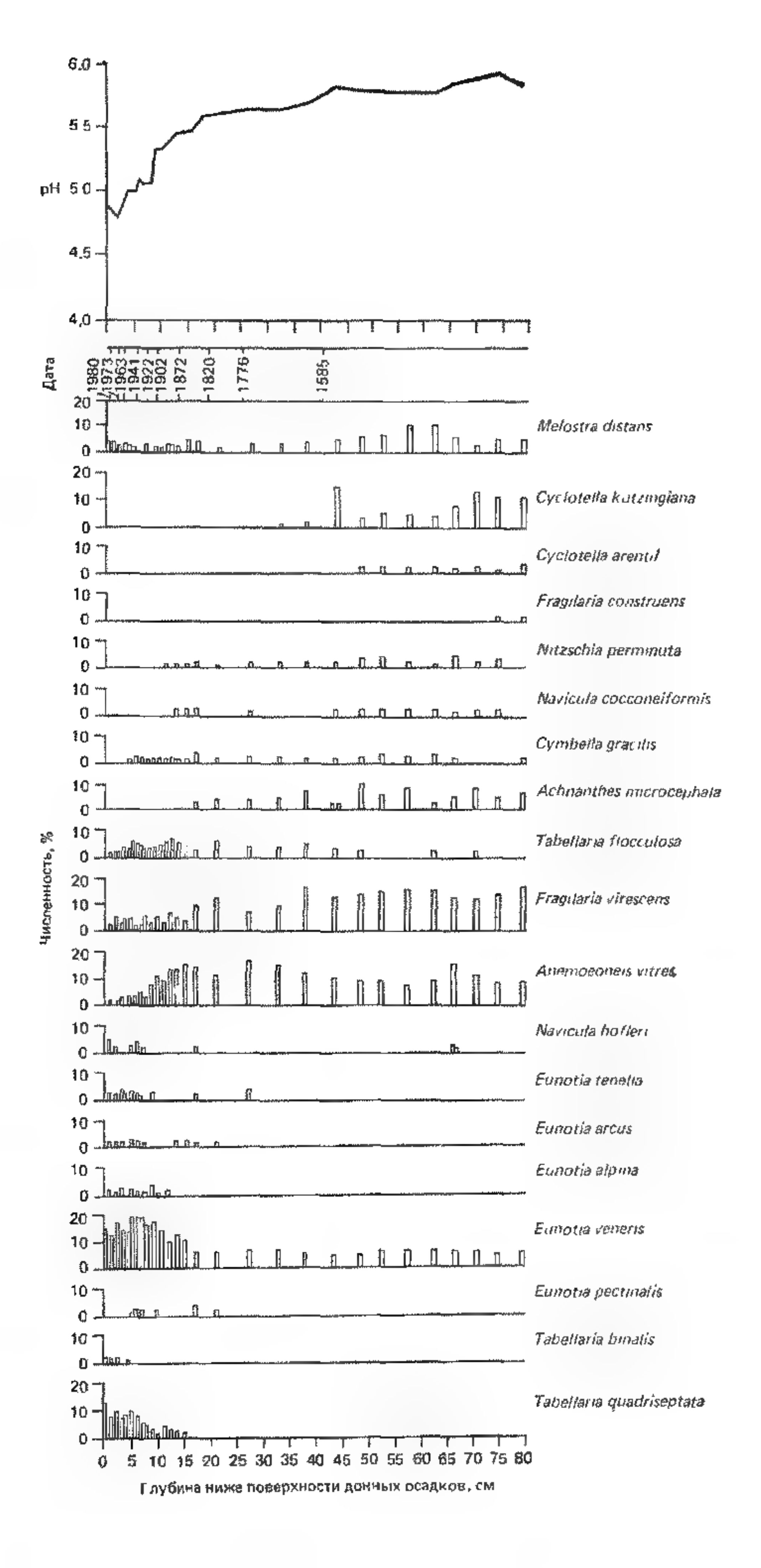
2.7. Соленость

Обитатели эстуариев. — Растения солоноводных маршей.

Живя в воде, добыть воду не проблема. Однако если организм живет в воде пресной или слегка солоноватой, то вода стремится проникнуть в него извне осмотическим путем, и соответственно организму приходится это проникновение предотвращать или каким-то иным способом ему противодействовать. Морские обитатели в большинстве своем изотоничны морской воде, так что их водный баланс сходится; но многие из них гипотоничны, и вода, стало быть, покидает их тело и уходит в окружающую среду, что ставит их примерно в то же положение, в каком находятся наземные организмы. Таким образом, для многих гидробионтов регулирование концентраций растворенных в жидкостях тела веществ — это процесс жизненно необходимый и требующий подчас больших энергетических затрат, а соленость воды может оказывать существенное влияние на распространение и численность организмов — в первую очередь в таких местах, как эстуарии, где наблюдается особенно резкий переход от местообитаний подлинно морских к местообитаниям пресноводным.

Рис. 2.20, например, иллюстрирует типичную картину распространения трех близкородственных бокоплавов по течению британских рек (Spooner, 1947). *Gammarus locusta* — эстуарный житель и встречается только там, где соленость никогда не падает ниже 25‰. *Gammarus zaddachi* — умеренный галотолерант и встречается в том отрезке русла, где по ходу приливного цикла соленость воды претерпевает значительные изменения и в среднем составляет 10—20‰. А вот *Gammarus pulex* — настоящий обитатель пресных вод, встречающийся только там, где уже не обнаруживается никаких следов влияния прилива.

В наземных местообитаниях, граничащих с морем, соленость тоже может сильно влиять на распространение организмов, особенно растений (см. Ranwell, 1972). Одним из таких местообитаний являются солоноводные марши; соленость заливающей их воды бывает самой разнообразной — от полной морской до нулевой. В связи с этим пространственное размещение растущих на маршах растений отражает различия между ними по степени устойчивости к солености, т. е. по способности предотвращать или переносить приток нежелательных ионов (в первую очередь ионов натрия), а также противодействовать ему (Ranwell, 1972). Впрочем, в одном и том же месте соленость воды значительно


pH
6,0
5,5
5,0
4,5
4,0
Дата
1980
1973
1963
1941
1922
1902
1872
1820
1776
1585
Численность, %
Melosira distans
Cyclotella kutzingiana
Cyclotella arentii
Fragilaria construens
Nitzschia perminuta
Navicula cocconeiformis
Cymbella gracilis
Achnanthes microcephala
Tabellaria flocculosa
Fragilaria virescens
Anomoeoneis vitrea
Navicula hoefleri
Eunotia tenella
Eunotia arcus
Eunotia alpina
Eunotia veneris
Eunotia pectinalis
Tabellaria binalis
Tabellaria quadriseptata
0 5 10 15 20 25 30 35 40 45 50 55 60 65 70 75 80
Глубина ниже поверхности донных осадков, см

меняется в зависимости от фазы полусуточного и сезонного приливного цикла. Следовательно, в этом случае (как это бывает и с другими внешними условиями) распространение организмов определенного вида может ограничиваться не средними значениями, а наступающими время от времени максимумами (или минимумами).

2.8. Течение

В ручьях и реках на распространение как растений, так и животных влияет течение. Средняя скорость потока обычно нарастает по мере движения вниз по течению, но наибольшее влияние на бентосное (т. е. донное) сообщество поток оказывает в верхнем течении, потому что речки здесь бурные и мелководные, а растения и животные подвергаются наибольшей опасности смыва. На самом быстром течении растут лишь те растения, что воистину «ниже травы»; это растения, обрастающие субстрат коркой, или нитчатые водоросли, мхи и печеночники. Там, где течение чуть слабее, растут растения вроде водяного лютика, обтекаемого потоком, не оказывающего ему большого сопротивления и надежно прикрепляющегося к неподвижному предмету обильной порослью придаточных корней. Такие же растения, как неприкрепленная, свободно плавающая ряска, встречаются обыкновенно только там, где течение медленное или не ощущается вовсе.

У беспозвоночных из бурных речных верховий можно обнаружить множество разнообразных морфологических особенностей. Чрезвычайно уплощенное тело позволяет некоторым из них жить в сравнительно спокойном «пограничном слое» (над самой поверхностью дна) или существовать в щелях под камнями и таким образом вообще укрываться от течения. Некоторые беспозвоночные способны удерживаться на месте с помощью крючков и присосок; другие же (такие, например, как нимфы поденок из рода *Baetis*) снабжены длинными хвостовыми нитями, помогающими ориентировать тело навстречу потоку, т. е. придавать ему такое положение, при котором благодаря обтекаемой форме тела сила сноса сводится к минимуму (Townsend, 1980).

Рис. 2.19. Численность диатомовых водорослей некоторых видов (в % от общего числа диатомей) в различных слоях керна донных отложений оз. Раунд-Лох-оф-Гленхед (Шотландия). Даты, соответствующие различным глубинам, получены методами радиоизотопного датирования (по изотопу ^{210}Pb). Историческая динамика pH восстановлена на основе сведений о предельных значениях pH, переносимых водорослями зарегистрированных в донных осадках видов (предполагается, что пределы эти с течением времени не изменялись). (По Flower, Battarbee, 1983.)

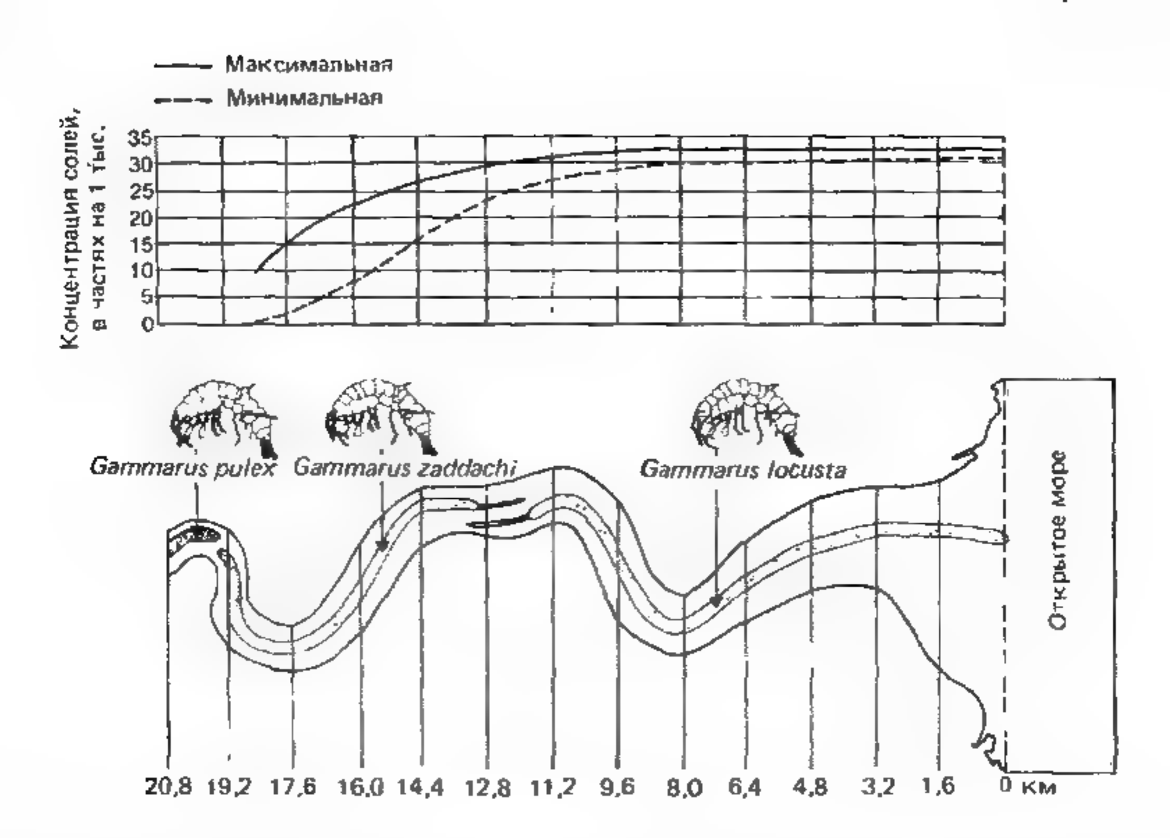


Рис. 2.20. Распространение трех близкородственных видов бокоплавов по течению рек Британских о-вов в зависимости от концентрации солей в воде. (Из Cox et al., 1976 по Spooner, 1947.)

2.9. Структура почвы и природа субстратов

Структура почвы и прорастание семян.

Еще один фактор, влияющий и на водные растения, и на водных животных, — это физическая природа субстрата. Например, те речные беспозвоночные, что населяют щели под и между камнями, могут жить только на каменистых субстратах; те же, коим для их сидячей жизни нужна надежная опора (например, личинки мошек и плетущие ловчие сети личинки ручейников), никогда не встречаются на мягких или мелкозернистых субстратах. Напротив, прячущимся в норах нимфам поденок *Ephemera simulans* требуется субстрат, состоящий из мелких частиц, который они могут с успехом рыть своими видоизмененными передними ногами (Townsend, 1980).

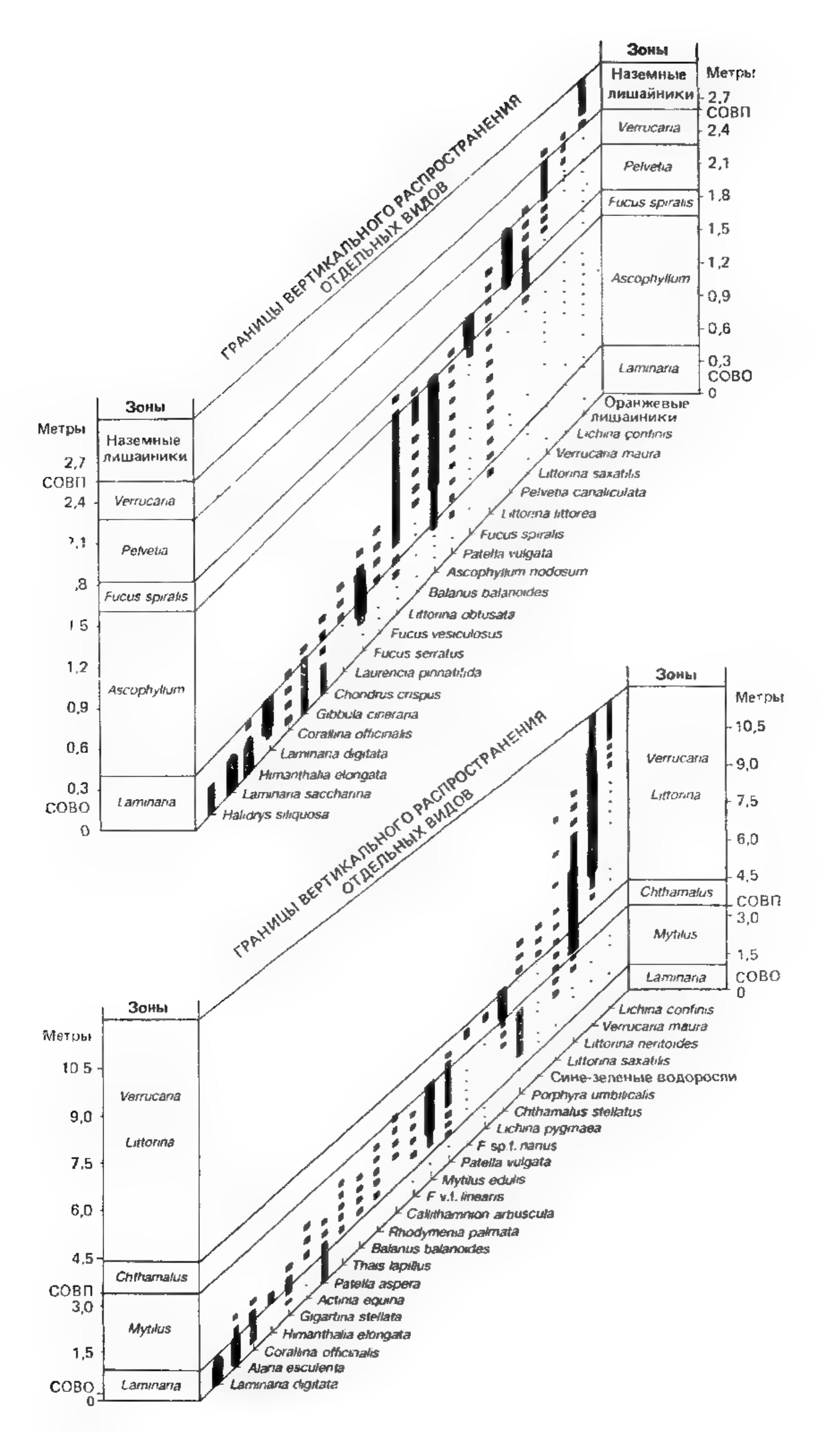
Природа субстрата (т. е. почвы) небезразлична также для наземных растений и для обитающих в почве животных. Успешное прорастание семян, например, зависит от микрорельефа (главным образом от шероховатости) поверхности почвы, на которую они попали. Так, после опытного засева почв с различной структурой поверхности семенами двух злаков, *Bromus rigidus* и *Bromus madritensis*, на самой «гладкой» почве взошел преимущественно *B. rigidus*, а на самой шероховатой — *B. madritensis* (Harper et al., 1965). Произошло это оттого, что у *B. madritensis* семена мелкие, легкие, с изогнутой остью, а у *B. rigidus* —

потяжелее, с прямой остью. Поэтому на гладкой почве семена *B. madritensis* обычно перекатываются на нижнюю выпуклую сторону (наподобие «ваньки-встаньки»), так что зародыши беспомощно торчат вверх; семена же *B. rigidus* лежат на почве плашмя, и зародыши вплотную соприкасаются с почвой и с почвенной влагой. На почве с шероховатой поверхностью картина иная: плоские семена *B. rigidus*, как правило, плашмя ложатся на почвенные комочки, так что зародыши оказываются подвешенными в воздухе, тогда как изогнутые семена *B. madritensis* обычно охватывают комочки своими остьями, тем самым обеспечивая зародышам надежный контакт с поверхностью почвы.

2.10. Зональность морского берега

Влияние условий существования на растения и животных каменистых морских побережий чрезвычайно сильно, а зачастую и в высшей степени очевидно. Береговое сообщество по своему характеру преимущественно морское, и на распространение организмов данного вида в береговой зоне влияет прежде всего их способность переносить пребывание на воздухе. Различные организмы наделены такой способностью в различной степени. Проявляется это в *зональности* размещения организмов, т. е. в том, что для каждого вида характерны свои высотные отметки; при этом, как явствует из рис. 2.21, природа зональности решающим образом зависит от физических особенностей данного участка берега. На берегу, защищенном и очень тихом (рис. 2.21, *А*), изменения степени затопления практически целиком определяются полусуточными приливно-отливными колебаниями уровня моря. Но на совершенно открытом берегу ритм затопления и обсушения искажают волны и брызги. Они расширяют пределы береговой зоны, сдвигая их вверх, и изменяют отдельные особенности зональности (но никак не ее основополагающую структуру; см. рис. 2.21, *Б*).

Впрочем, утверждать, что береговая зональность является следствием режима обсушения, — значит крайне упрощать дело [более подробное обсуждение вопроса читатель может найти, например, в работе Льюиса (Lewis, 1976)]. Во-первых, «обсушение» (т. е. спад воды) может означать самые разнообразные явления или их сочетание: обезвоживание тела, слишком высокую или низкую температуру, изменения солености, чрезмерное освещение и т. д. Во-вторых, обсушение, как и любой иной фактор, в ряде случаев сдерживает распространение организмов не само по себе, но лишь создавая условия для проявления некоторого биологического взаимодействия. Например, повсюду на побережье Британских о-вов в нижней литорали весьма обычны красные водоросли, а средняя литораль сплошь занята


ГРАНИЦЫ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ
Зоны
Метры
Наземные лишайники
Verrucaria
Pelvetia
Fucus spiralis
Ascophyllum
Laminaria
2,7
СОВП
2,4
2,1
1,8
1,5
1,2
0,9
0,6
0,3
СОВО
0
Оранжевые лишайники
Lichina confinis
Verrucaria maura
Littorina saxatilis
Pelvetia canaliculata
Littorina littorea
Fucus spiralis
Patella vulgata
Ascophyllum nodosum
Balanus balanoides
Littorina obtusata
Fucus vesiculosus
Fucus serratus
Laurencia pinnatifida
Chondrus crispus
Gibbula cineraria
Corallina officinalis
Laminaria digitata
Himanthalia elongata
Laminaria saccharina
Halidrys siliquosa
ГРАНИЦЫ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ
Зоны
Метры
Verrucaria
Littorina
Chthamalus
Mytilus
Laminaria
10,5
9,0
7,5
6,0
4,5
СОВП
3,0
1,5
СОВО
0
Lichina confinis
Verrucaria maura
Littorina neritoides
Littorina saxatilis
Сине-зеленые водоросли
Porphyra umbilicalis
Chthamalus stellatus
Lichina pygmaea
F sp.f. nanus
Patella vulgata
Mytilus edulis
F v.f. linearis
Callithamnion arbuscula
Rhodymenia palmata
Balanus balanoides
Thais lapillus
Patella aspera
Actinia equina
Gigartina stellata
Himanthalia elongata
Corallina officinalis
Alaria esculenta
Laminaria digitata

Fucus serratus и *Ascophyllum*, которые являются конкурентами красных водорослей. Но стоит только в порядке опыта где-нибудь удалить бурые водоросли, как на их месте необычайно бурно разрастаются красные водоросли (Lewis, 1976). И наконец, в-третьих, с «обсушением» можно по-настоящему связать лишь верхние границы распространения литоральных (по сути дела, морских) растений и животных, тогда как зональность подразумевает наличие еще и *нижних* границ. Некоторым организмам ниже зоны их обычного распространения обсушения может недоставать. Так, например, если бы распространение зеленых водорослей было смещено далеко в море и они подвергались бы длительному затоплению, то испытывали бы острую нехватку в синей и особенно в красной составляющих дневного света. Однако нижние границы распространения многих других организмов определяются конкуренцией и хищничеством. Бурая водоросль *Fucus spiralis* на Британских о-вах обычно встречается в верхней литорали, но всякий раз, когда в средней литорали почему-либо оказывается мало конкурирующих с ней водорослей близких видов, она немедленно захватывает свободные участки и продвигается к морю.

2.11. Загрязняющие вещества

Загрязнение окружающей среды предоставляет нам возможность наблюдать эволюцию в действии. — Условия среды выступают в роли измерений экологической ниши. — Ниша по Хатчинсону — это n-мерный гиперобъем. — Различие между фундаментальной и реализованной нишей. — Ниша и местообитание.

В настоящее время возникло одно внешнее условие, значение которого, к сожалению, все более и более возрастает. Это концентрация в окружающей среде токсичных побочных продуктов, образующихся в результате деятельности человека. Двуокись серы, выбрасываемая трубами электростанций, соединения металлов (например, меди, цинка и свинца), сбрасываемые возле рудников или накапливающиеся в окрестностях обогатительных фабрик, — вот лишь некоторые из ограничивающих распространение организмов (в особенности растений) загрязняющих веществ. В небольших концентрациях эти вещества, как и многие другие, встречаются в природе и независимо от человеческой деятельности, а некоторые из них, кстати, являются совершенно необходимыми для растений. Но в загрязненных районах их

Рис. 2.21. Вертикальная зональность растительности и животного населения морских побережий Великобритании. *Вверху.* Спокойный, защищенный берег (пролив Клэхан-Саунд). *Внизу.* Открытый берег (мыс Паркмур-Пойнт). СОВП и СОВО — соответственно средняя отметка весеннего прилива и средняя отметка весеннего отлива. (По Lewis, 1976.)

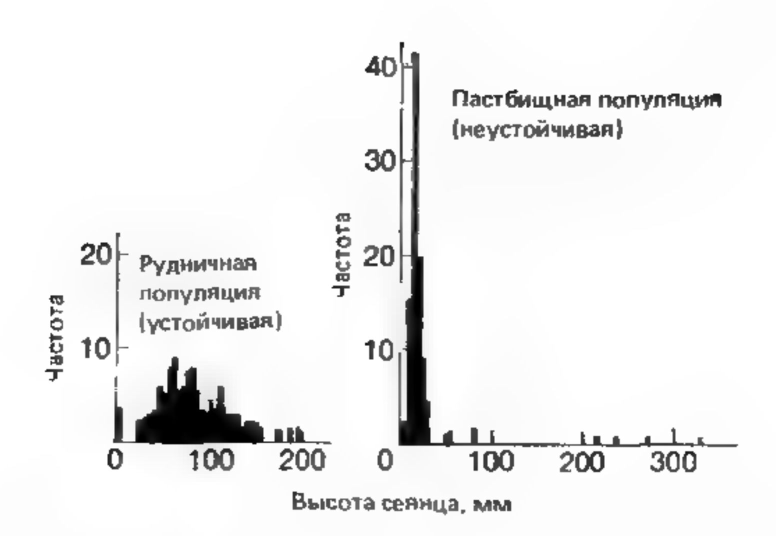


Рис. 2.22. На почвах, загрязненных медью, хорошо растут только те растения, которые к ней устойчивы. Такие растения попадаются даже в пастбищной популяции полевицы *Agrostis tenuis*, в основном состоящей из особей, меди не выносящих. Это выясняется при выращивании «пастбищной» полевицы на загрязненной медью почве (см. диаграмму справа); доля устойчивых особей очень низка по сравнению с долей устойчивых к ней особей из популяций, произрастающих в окрестностях медных копей (см. диаграмму слева). (Walley et al., 1974.)

концентрации подчас достигают летальных уровней. И все же очень редко можно обнаружить крайне негостеприимные местообитания, начисто лишенные растительности; почти всегда найдется хотя бы несколько особей нескольких видов, способных выжить даже в таких условиях.

Причина заключается в том, что обычно даже в природных популяциях, населяющих незагрязненные участки, изредка попадаются устойчивые особи (рис. 2.22); это просто-напросто проявление генетической изменчивости, свойственной популяциям организмов, размножающихся половым путем. С повышением уровня загрязнений эти устойчивые особи могут оказаться единственными выжившими; если же это семена, то на оголенной, отравленной почве они могут оказаться единственными семенами, которые взойдут и дадут начало новым растениям. В любом из этих случаев устойчивые особи могут стать основателями устойчивой популяции, унаследовавшей от них «гены устойчивости». По этой причине загрязнение окружающей среды, по-видимому, предоставляет нам лучшую из имеющихся в нашем распоряжении возможностей наблюдать эволюцию в действии. Впрочем, достаточной степенью генетической изменчивости наделена далеко не каждая популяция; у одних видов устойчивые особи, дающие начало устойчивым популяциям, появляются то и дело, у других же — редко, а то и никогда (табл. 2.2).

Итак, не мудрствуя лукаво, можно сказать, что действие любого загрязняющего вещества двояко. Если это вещество только что появилось или содержится в крайне высоких концент-

Таблица 2.2. У одних травянистых растений устойчивость к загрязнению соединениями меди обнаруживается чаще, у других — намного реже. Приводимые данные отражают различия по степени устойчивости к соединениям меди, установленные в результате опытного выращивания особей с незагрязненных участков на рудничных почвах. Популяция, в которой имеются устойчивые особи, — это исходный материал для естественного отбора. (Из Bradshaw, McNeilly, 1981, по Gartside, McNeilly, 1974.)

Вид	Число выживших особей в пересчете на 5000		Доля устойчивых особей, %		
	на рудничной почве	на мелиорированной рудничной почве	из числа пяти наиболее устойчивых	из числа потомков пяти наиболее устойчивых	из числа случайно отобранных особей
Растет на отвалах медных рудников *Agrostis tennuis*	2	4	55	35	6
Не растут на отвалах медных рудников					
Arrhenatherum elatius	0	4	8	6	0
Poa trivialis	0	2	5		0
Cynosurus cristatus	0	2	6		0
Lolium perenne	0	5	11	9	0
Dactylis glomerata[1]	0	6	48	43	5

[1]) Как недавно установлено, растет на отвалах медных рудников.

рациях, то каждый из ранее отмечавшихся на загрязненном участке видов обычно бывает представлен всего лишь несколькими экземплярами — теми самыми особями, что в силу естественной изменчивости обладали изначальной устойчивостью, или их ближайшими потомками. Впоследствии, однако, загрязненный участок часто оказывается заселенным намного плотнее, но, как правило, куда меньшим числом видов, чем если бы загрязнения не было. Такие вновь возникшие сообщества с ограниченным набором видов стали уже неотъемлемой частью среды обитания человека (см., например, Bradshaw, McNeilly, 1981).

Перечень рассмотренных условий среды нельзя считать исчерпывающим, однако на основе множества разнообразных примеров можно сформулировать некоторые общие принципы. Теперь мы в состоянии ввести понятие, являющееся для многих разделов теоретической экологии центральным; определение его всецело опирается на то, каким образом организмы реагируют на внешние условия. Это — понятие «экологической ниши».

Термин «экологическая ниша» пополнил экологический лексикон еще более полувека тому назад, однако в течение первых

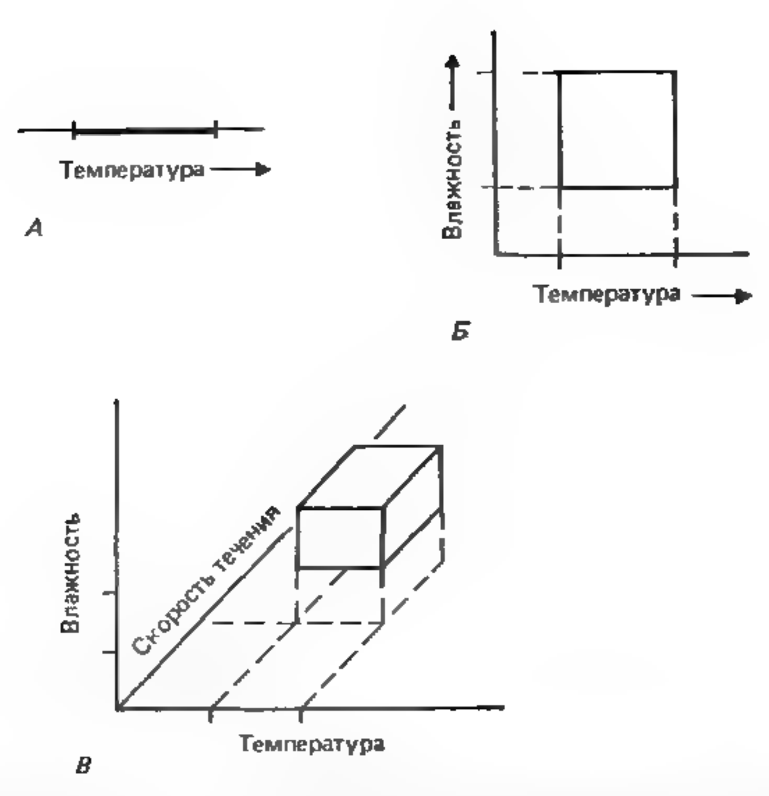


Рис. 2.23. Экологические ниши. *А*. Одномерная проекция (на температурную ось). *Б* Двумерная проекция (на плоскость «температура—влажность»). *В*. Трехмерная проекция (например, на подпространство «температура—влажность—скорость течения»).

трех десятилетий значение его представлялось довольно смутным (исторический обзор см. в работе Vandermeer, 1972). Современное общепринятое определение (Hutchinson, 1957) лучше всего пояснить примером.

Организмы любого данного вида могут выживать, расти, размножаться и поддерживать жизнеспособную популяцию лишь в определенном интервале температур. Этот интервал есть экологическая ниша вида в проекции на одно измерение (а именно «температурное»: рис. 2.23, *А*). Примеры оптимальных температурных интервалов ряда растений приведены на рис. 2.24, *А*. (Следует отметить, что какую бы то ни было одномерную проекцию данной видовой ниши не всегда можно представить просто в виде отрезка, заключенного между максимальным и минимальным значениями, в пределах которого возможны выживание и размножение. Иногда приходится принимать в расчет несколько более замысловатые «режимы», включающие, например, допустимые суточные или сезонные отклонения.)

Температура, разумеется, воздействует на организм отнюдь не независимо от прочих условий. Сказанное относится и к любому другому отдельно взятому внешнему условию. Может быть, например, так, что организмы рассматриваемого вида способны выжить и оставить потомство лишь при вполне определенной относительной влажности воздуха — не выше и не ниже некоторых значений. При совокупном рассмотрении темпе-

ратуры и относительной влажности ниша представляется *двумерной* и ее можно наглядно изобразить в виде плоской фигуры (рис. 2.23, *Б*). На рис. 2.24, *Б* приведен конкретный пример. Из рисунка следует, что оптимальные для существования средиземноморской плодовой мухи значения температуры и относительной влажности воздуха находятся соответственно в пределах 16—32°С и 75—85%. В таких условиях популяции плодовой мухи благоденствуют, и если условия эти устанавливаются надолго (как это часто случается, например, в Израиле, в окрестностях Тель-Авива), то плодовая муха, размножившись, может стать сельскохозяйственным вредителем. На рис. 2.24, *В* изображена двумерная проекция (на плоскость «температура — соленость») экологической ниши песчаной креветки.

Если же, как и полагается, включить в рассмотрение еще какое-либо условие, то очередным шагом станет *трехмерное* изображение ниши в виде объемного тела (рис. 2.23, *В*); но вот включение более чем трех измерений наглядному изображению уже не поддается. Процесс этот можно тем не менее по аналогии мысленно продолжить, и тогда «настоящую» экологическую нишу вида можно будет представить себе как *n-мерную фигуру («гиперобъем»)*, в пределах которой возможно поддержание жизнеспособной популяции этого вида.

Такова в основных чертах созданная Хатчинсоном (Hutchinson, 1957) концепция экологической ниши. Правда, Хатчинсон предлагал еще вводить по отдельному измерению не только для каждого сколько-нибудь существенного внешнего условия, но также и для каждого из необходимых организму ресурсов (например, для растений - солнечного света, воды, элементов минерального питания, а для животных — пищи, гнездовых участков и проч.; см. следующую главу). В наше время эта концепция стала одним из краеугольных камней теоретической экологии.

Допустим, что для некоторого участка среды обитания характерны условия, укладывающиеся в приемлемые для организмов данного вида пределы; допустим также, что участок этот содержит все необходимые ресурсы. Тогда организмы рассматриваемого вида способны (по крайней мере потенциально) там существовать, причем в течение длительного времени. Но вот произойдет ли так в действительности или нет — это зависит еще от двух обстоятельств.

Во-первых, организмы должны быть в состоянии достичь этого участка, а это в свою очередь зависит от его местоположения (удаленности) и от способности организмов к расселению.

Во-вторых, заселению участка могут воспрепятствовать особи других видов, которые с особями данного вида либо конкурируют, либо питаются ими. В настоящей главе то и дело отме-

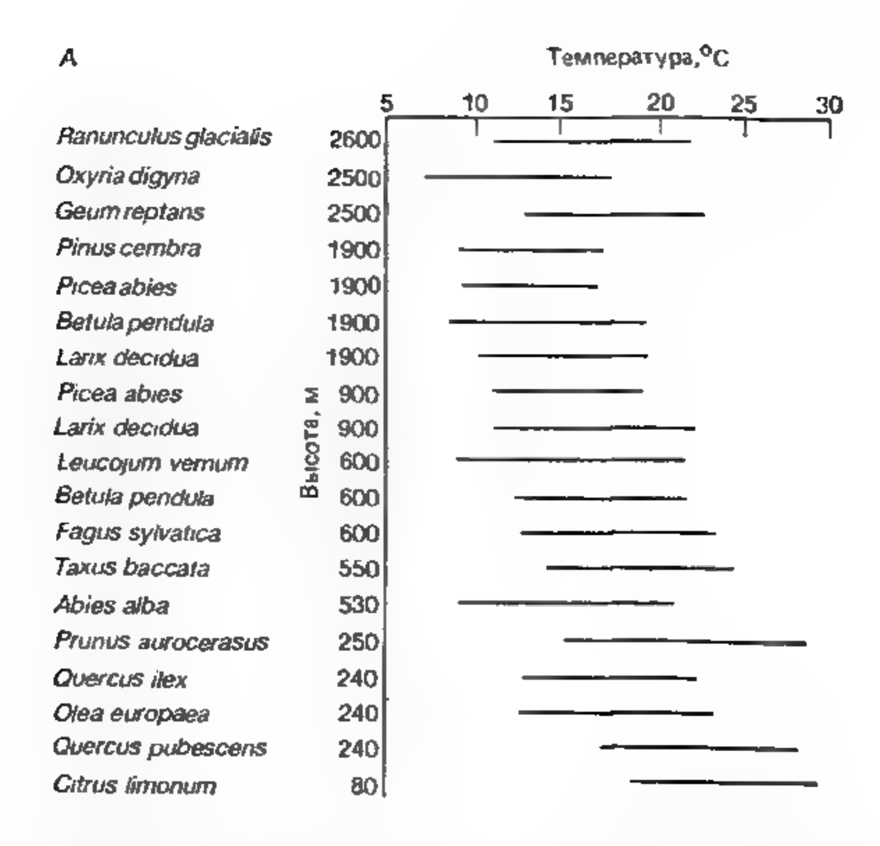


Рис. 2.24. *А*. Одномерные проекции экологических ниш: интервалы температур, при которых наиболее велика чистая скорость фотосинтеза (при невысокой интенсивности потока падающей солнечной радиации — 70 вт·м$^{-2}$). Указанные интервалы соответствуют различным растениям, в природе растущим в хорошо прогреваемых низменностях умеренных широт (на высотах 80—250 м над уровнем моря), в горных долинах (530—900 м), у верхней границы леса (1900 м) и в высокогорьях Альп (2500—2600 м). (По Pisek et al., 1973)

чалось, что в отсутствие конкурентов и хищников экологическая ниша вида обычно бывает шире, чем в их присутствии. Иными словами, существуют такие сочетания условий и ресурсов, при которых длительное существование популяции особей данного вида возможно, но лишь в том случае, если ее не вытесняют враги. Это обстоятельство заставило Хатчинсона провести различие между нишей *фундаментальной* (потенциальной) и нишей *реализованной* (состоявшейся). Первая отражает возможности вида в их полном объеме; вторая — более узкий спектр условий и ресурсов, допускающий поддержание жизнеспособной видовой популяции даже при наличии конкурентов и хищников. Несколько большее внимание вопросу о фундаментальных и реализованных нишах мы уделим в гл. 7, когда будем рассматривать межвидовую конкуренцию.

Важно осознать, что экологическая ниша не есть нечто такое, что можно увидеть глазами. Не нужно и вымерять всевозможных ее проекций на отдельные оси — представление о нише сослужит службу и без этого. Экологическая ниша — отвлеченное понятие, сводящее под общий ярлык все, в чем нуждаются организмы, т. е. все те условия среды, которые необходимы им для поддержания жизнеспособной популяции, а также все пот-

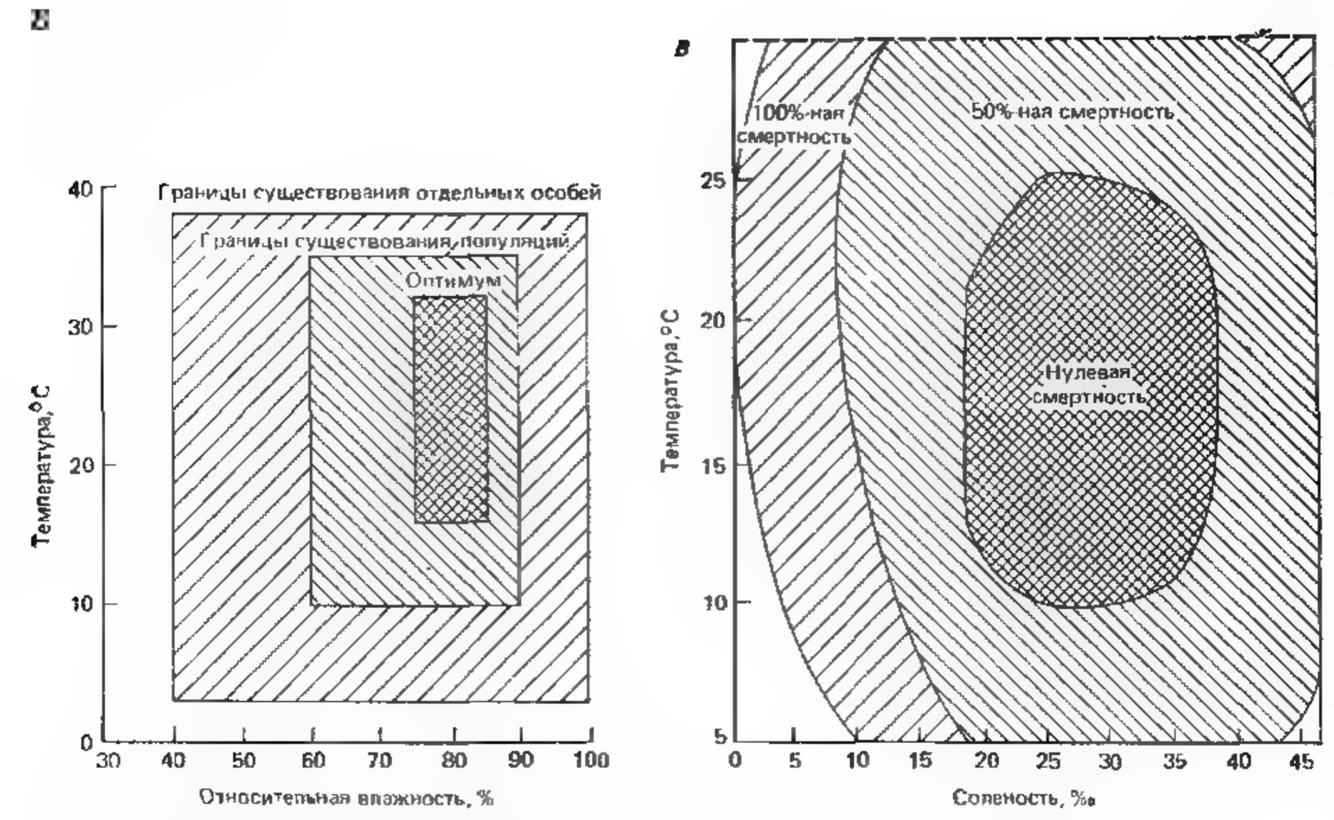


Рис. 2.24. *Б*. Двумерная проекция экологической ниши средиземноморской плодовой мухи. Внутренний прямоугольник указывает условия, наиболее подходящие для роста, промежуточный — условия, в которых возможно развитие, а внешний — крайние пределы переносимых мухами значений температуры и влажности воздуха. (По Allee et al., 1949.) *В*. Двумерная проекция экологической ниши креветки *Crangon septemspinosa*. Контуры соответствуют нулевой, 50-процентной и 100-процентной смертности в опытах по содержанию икряных самок в аэрируемой воде при различных температурах и соленостях. (По Haefner 1970.)

ребные для этого ресурсы в необходимых для этого количествах. Следовательно, экологическая ниша — это характеристика организма, или, по индукции, вида. Напротив, местообитания суть конкретные места и в таковом своем качестве порождают множества разнообразных ниш. Лесной массив, например, может предоставить экологические ниши мелким птицам из семейства славковых, дубам, паукам и неисчислимому множеству других животных и растений. Ниши видов, представленных в одном и том же местообитании, чаще всего различаются, причем иногда весьма заметно. К этому вопросу мы вернемся в гл. 7.

Глава 3

Ресурсы

3.1. Введение

Что такое ресурс?

Наука заимствует многие слова из повседневной речи, а они подчас влекут за собой ворох смысловых оттенков, имеющих к самой науке весьма отдаленное отношение. Сказанное относится и к таким вошедшим в научную экологию словам, как «условия» и «ресурсы». При всем этом даже сами по себе поиски смысла употребляемых слов могут углубить понимание рассматриваемого вопроса.

Согласно Тилману (Tilman, 1982), *все, что организм потребляет,* составляет его ресурсы. «Точно так же, как нитраты, фосфаты и свет могут быть ресурсами для растения, нектар, пыльца и дупло в колоде могут быть ресурсами для пчелы, а желуди, орехи, прочие плоды и семена и дупло побольше — для белки». Но даже широкое определение Тилмана ставит новые вопросы. К примеру, что именно понимать под словом «потребляет»? Значение этого слова нельзя передать ни просто словом *съедает* (хотя нектар и желуди пчелы и белки съедают), ни даже оборотом *включает в состав своего тела* (хотя с нитратами, нектаром и желудями именно это и происходит): в самом деле, дупел ни пчелы, ни белки не едят и в состав своего тела не включают. И все же дупло, кем-то занятое, другой пчеле или белке уже недоступно, и уже не достанется другому ни поглощенный кем-то атом азота, ни слизанная кем-то капелька нектара, ни наполнившая чей-то рот кучка желудей. Точно так же и самка, уже спарившаяся с одним самцом, может стать недоступной для другого. Все это потреблено в том смысле, что наличный запас сократился. Таким образом, все это суть не условия, но ресурсы: за ними стоят *количества,* которые в результате жизнедеятельности организма могут уменьшиться.

Ресурсы живых существ — это по преимуществу вещества, из которых состоят их тела, энергия, вовлекаемая в процессы их жизнедеятельности, а также места, где протекают те или иные фазы их жизненных циклов. Тело зеленого растения создается из неорганических ионов и молекул. Эти ионы и молекулы — его *пищевые* (пластические) ресурсы, тогда как улавливаемое при фотосинтезе солнечное излучение — это ресурс

энергетический. Сами зеленые растения представляют собой сгустки пищевых ресурсов для травоядных животных, которые в свою очередь являются сгустками ресурсов для хищников. Тела живых существ становятся также пищевым ресурсом для паразитов, а после гибели — для микробов-сапрофитов и для детритофагов. Значительная часть экологии посвящена изучению осуществляемого зелеными растениями биосинтеза (сборки органических молекул на основе неорганических ресурсов), а также разложению его продуктов и вторичного биосинтеза, происходящих на каждой из последовательных стадий сети пищевых взаимодействий. Представление о ресурсах играет особенно важную роль тогда, когда нам приходится судить о том, как то, что потребляет один организм, влияет на то, что достается другим организмам (того же самого либо иного вида). Разработкой этой темы мы намерены заняться в гл. 6 и 7.

3.2. Солнечное излучение как ресурс

Лучистая энергия должна быть связана, иначе она будет навсегда утрачена. — Солнечная радиация содержит целый спектр различных излучений, но в фотосинтезе участвует лишь часть этого спектра.

У зеленых растений единственным источником энергии, которую они могут использовать в обменных процессах, служит солнечное излучение. От всех прочих ресурсов оно во многих отношениях отличается.

Лучистая энергия достигает растения в виде потока излучения Солнца — будь то прямого, рассеянного атмосферой, отраженного от других предметов или сквозь них прошедшего. Соотношение количеств прямого и рассеянного излучения, падающего на незатененный лист, зависит от запыленности воздуха и в особенности от мощности светорассеивающего воздушного слоя, находящегося между растением и Солнцем. Доля прямого излучения наиболее высока в низких широтах (рис. 3.1).

Когда на пути потока лучистой энергии оказывается лист растения, поток может быть частично отражен (длины волн отраженных составляющих не изменяются), пропущен (при этом некоторые спектральные составляющие оказываются изъятыми) или поглощен. Часть поглощенной энергии может достичь хлоропластов и запустить процесс фотосинтеза (рис. 3.2).

В процессе фотосинтеза энергия излучения преобразуется в химическую энергию высокоэнергетических соединений углерода. Впоследствии при дыхании (либо самого растения, либо тех организмов, которые это растение поедают или разлагают) эти высокоэнергетические соединения расщепляются. Если же

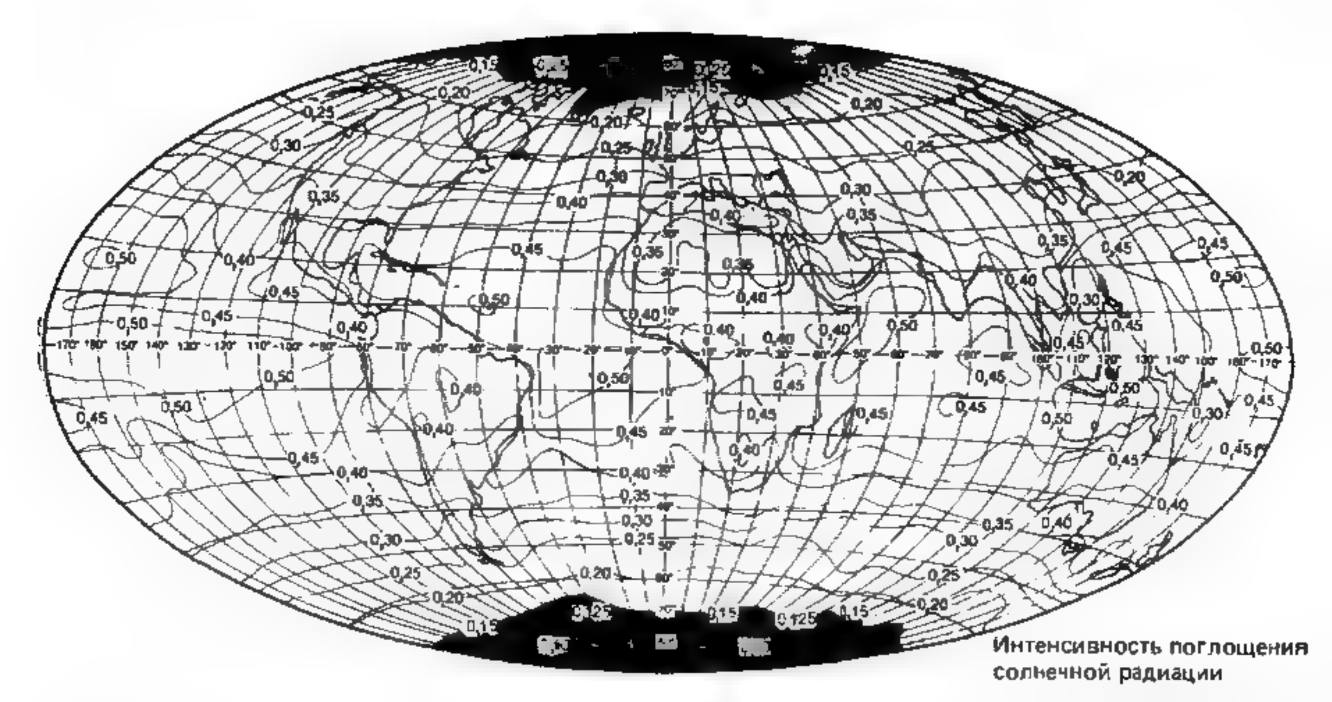


Рис. 3.1. Карта мира с указанием среднегодовой интенсивности поглощения лучистой энергии Солнца системой «Земля — атмосфера». Данные получены с помощью радиометра, установленного на борту метеорологического спутника «Нимбус-3». Единица измерения — кал·см$^{-2}$·мин$^{-1}$ (1 кал=4,2 Дж). (По Raushke et al., 1973.)

лучистая энергия при попадании на лист в тот же миг не улавливается и не связывается, то она безвозвратно утрачивается. Энергия излучения, связанная при фотосинтезе, проделывает свой земной путь лишь однажды. Этим она разительно отличается от атомов углерода или азота или от молекул воды, которые неоднократно проходят через бесчисленные поколения живых существ.

Солнечная радиация — это «континуум ресурсов»: она содержит целый спектр излучений, различающихся по длине волны. Фотосинтетический аппарат растений, однако, в состоянии извлекать энергию лишь из весьма ограниченной части этого спектра. Способность всех зеленых растений к фотосинтетической фиксации углерода определяется наличием пигментов из группы хлорофиллов, а пигменты эти связывают лучистую энергию в диапазоне длин волн 380—710 нм (или, более приближенно, 400—700 нм). Это диапазон «фотосинтетически активной радиации» (ФАР). На него приходится лишь около 44% всей падающей на земную поверхность (на уровне моря) лучистой энергии Солнца; остальная часть солнечного спектра не может служить источником энергии для зеленого растения. Излучения, лежащие за пределами диапазона ФАР, могут играть роль физиологических стимулов либо предопределять какие-то условия существования, но это ни в коем случае не ресурсы. Таким образом, устройство связанной с хлорофиллом фотосинтетической системы налагает принципиальное ограничение на жизнедеятельность зеленых растений, каковая в свою очередь лими-

тирует поток энергии, поступающей от зеленых растений в экосистему в целом. Впрочем, у прокариот имеются фотосинтетические пигменты, связывающие энергию излучений, лежащих вне диапазона ФАР зеленых растений. Максимумы поглощения бактериохлорофилла, например, приходятся на длины волн 800, 850 и 870—890 нм.

3.2.1. Интенсивность фотосинтеза лишь отчасти зависит от освещенности

C_3 и C_4-растения. — Листья, расположенные под углом к свету, и листья, образующие многослойный полог.

Реакцию зеленого листа на изменения уровня падающей радиации можно измерять величиной приращения (положительного или отрицательного) сухой массы органического вещества («фотосинтез минус дыхание»). Показатель этот принято называть *«чистой ассимиляцией»*. В темноте, когда фотосинтез не поспевает за дыханием, чистая ассимиляция отрицательна, а с возрастанием освещенности она увеличивается. Существует такое значение освещенности, при котором фотосинтез в точности уравновешивает дыхание. Это значение именуется точкой компенсации. При более высокой освещенности интенсивность ассимиляции у так называемых C_3-растений сначала повышается, а затем, достигнув определенного уровня, остается неизменной; у C_4-растений интенсивность продолжает повышаться, хотя, впрочем, и следует при этом «закону убывающей прибыли» (с. 128—129 и подпись к рис. 3.3). Доля ассимилируемой лучистой энергии в обоих случаях тем ниже, чем выше освещенность.

Ясным солнечным днем незатененный лист в определенные часы бывает не в состоянии в полной мере использовать падающий на него свет. В таком случае помочь делу может строение растения, причем помощь может осуществляться двумя способами. Во-первых, листья могут располагаться под острыми углами к падающему свету. Это приводит к рассредоточению падающего лучистого потока по большей листовой площади, что равносильно снижению освещенности. Стало быть, освещенность, превосходящая «фотосинтетический оптимум», когда лист перпендикулярен падающему свету, может стать оптимальной, когда лист наклонен к тому же свету под острым углом. Во-вторых, листья могут располагаться один под другим в несколько слоев. При ярком солнечном свете даже затененные листья из нижних слоев ассимилируют с положительной скоростью и вносят определенный вклад в ассимиляционные процессы, протекающие в несущем их растении.

Интенсивность фотосинтеза в листе зависит еще и от требований, предъявляемых к нему со стороны других органов растения. «Бездонными бочками» для продуктов фотосинтеза обычно

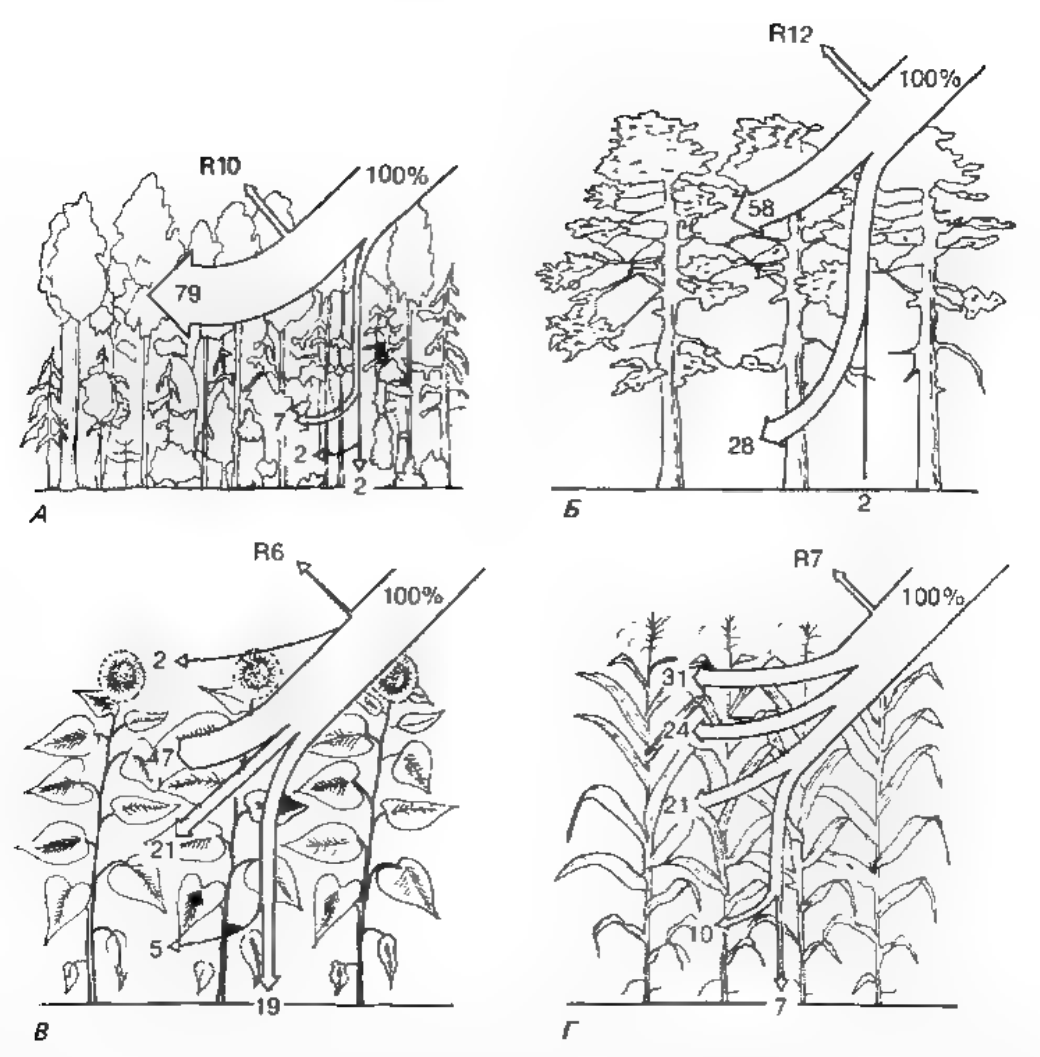


Рис. 3.2. Ослабление солнечной радиации по мере ее проникновения в толщу растительного покрова того или иного типа. Стрелки указывают, какая часть падающей радиации (в %) достигает того или иного яруса растительности. *А*. Березово-еловый лес в северных широтах. *Б*. Сосняк. *В*. Плантация подсолнечника *Г*. Кукурузное поле. Приведенные цифры соответствуют данным, полученным при изучении вполне определенных растительных сообществ; результаты измерений всегда очень сильно зависят от стадии роста лесных деревьев или посевов (т. е. от степени развития листового покрова), а также от времени года и суток. (По рисунку из Larcher, 1980, а также по ряду других источников.)

бывают быстро растущие части. Если таких частей нет, то фотосинтез может быть заторможен (даже если все остальные условия идеальны).

3.2.2. Колебания степени обеспеченности ресурсами

Систематические колебания обеспеченности солнечной радиацией. — Случайные изменения обеспеченности солнечной радиацией. — Стратегическое и тактическое реагирование на колебания обеспеченности ресурсом. — Светолюбивые и тенелюбивые растения. — Световые и теневые листья.

В природе листья обычно находятся в условиях светового режима, постоянно изменяющегося в зависимости от времени суток и от времени года; количество и качество попадающего на

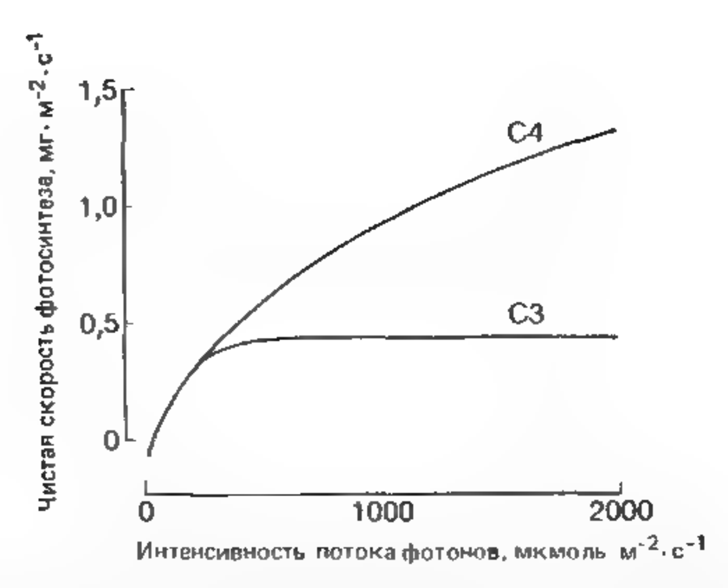


Рис 3.3. Типовые кривые, отражающие зависимость интенсивности фотосинтеза C_3- и C_4 растений от интенсивности падающего света (см. также табл. 3.1). Обратите внимание, что листья C_3 растений могут «пресытиться» светом уже при таких интенсивностях освещения, которые встречаются в природе сплошь и рядом; листья же C_4-растений способны фотосинтезировать с более высокой абсолютной скоростью, и ни при каких встречающихся обычно интенсивностях освещения светом не «пресыщаются» (описание свойств C_3- и C_4-растений см. также на с. 128—129)

них света изменяется также в зависимости от окружения другими листьями. Сказанное поясняет два неотъемлемых свойства любого ресурса: его обилие может как систематически, так и случайно изменяться во времени. Характер реагирования организма или его органа на систематические (предсказуемые) или случайные (непредсказуемые) колебания обеспеченности ресурсом отражает как его физиологические свойства, имеющие место в настоящем, так и эволюцию, которую его предки претерпели в прошлом.

Систематические составляющие привносятся в колебания освещенности суточными и годовыми ритмами изменения интенсивности потока солнечной радиации (рис. 3.4). Непродолжительные периоды острой нехватки и избытка световых ресурсов зеленое растение переживает ежесуточно (исключение составляют растения приполярных областей), а целые сезоны нехватки и избытка — ежегодно (исключением являются растения тропиков). Сезонное сбрасывание листвы листопадными деревьями умеренных широт *отчасти* отражает годовой ритм изменения освещенности: листья облетают тогда, когда они менее всего нужны. Из-за ежегодного листопада вечнозеленый лист растения, растущего в одном из нижних ярусов, может тоже испытывать систематические изменения освещенности (хотя и несколько иного рода): в самом деле, количество световой энергии, проникающей через верхний ярус и достающейся нижнему, определяется сезонной динамикой развития листвы растений верхнего яруса. Суточные движения листьев многих растений также от-

Рис. 3.4. *А*. Годовые циклы изменения суточных количеств солнечной радиации, падающей на единицу площади земной поверхности в Вагенингене (Голландия) и в Кабаньоло (Экваториальная Африка). (Рис. из de Wit, 1965.) *Б*. Среднемесячные кривые суточной динамики интенсивности потока падающей радиации в Коимбре (Португалия), Пуне (Индия) и Бергене (Норвегия). (По Van Wijk, 1963.)

ражают изменения освещенности и направления световых лучей.

Менее систематические изменения количества падающего на лист света связаны со свойствами и расположением соседних листьев, а также листьев, находящихся выше. Любой листовой полог, любое растение и любой лист, преграждая путь солнечным лучам, создает зону пониженной ресурсообеспеченности (ЗПР) — подвижную полосу тени, в которую попадают другие растения или другие листья того же самого растения. Так, например, лист растущего в подлеске куста обычно переносит случайные колебания освещенности в течение всей своей жизни (поскольку деревья верхнего яруса растут и отмирают, тем самым заполняя и вновь создавая разрывы полога) и даже в течение одного дня [поскольку угол падения солнечных лучей изменяется, а листья верхнего яруса при этом движутся, создавая переменчивый узор световых бликов (Holmes, 1983)].

По мере углубления в толщу листового полога тени (зоны пониженной освещенности) становятся все более и более размытыми, потому что из-за рассеяния и переотражения значительная часть световых лучей утрачивает первоначальное направление. Изменен и спектральный состав прошедшего через листовой полог света — он обладает пониженной фотосинтетической активностью, так как в нем снижена доля ФАР. Изменены, таким образом, свойства света и как ресурса, и как условия.

Давно известны типичные формы реагирования растений и животных на изменения внешних факторов. В этом отношении весьма показательны реакции зеленых растений на колебания освещенности. В тех случаях, когда изменения внешних факторов носят систематический характер и регулярно повторяются, существует обычно предопределенная схема реагирования — возникшая в процессе эволюции и запечатленная в генотипе программа, не допускающая ни особой гибкости, ни пластичности. Военной аналогией может служить негибкая стратегия, жестко ограничивающая возможность тактического маневра. Случайным, непредсказуемым изменениям внешних факторов, наоборот, соответствуют пластичные индивидуальные реакции и способность к тактической модификации поведения и образа жизни.

Основные «стратегические» различия между растениями по характеру их реагирования на освещенность — это эволюционно сложившиеся различия между растениями светолюбивыми и тенелюбивыми. Как правило, при низких освещенностях тенелюбивые растения используют свет эффективнее, чем светолюбивые, но и асимптотический уровень интенсивности фотосинтеза достигается у них при более низких значениях освещенности (рис. 3.5). Кроме того, листья тенелюбивых растений обычно еще и медленнее дышат. Таким образом, когда растения обоих

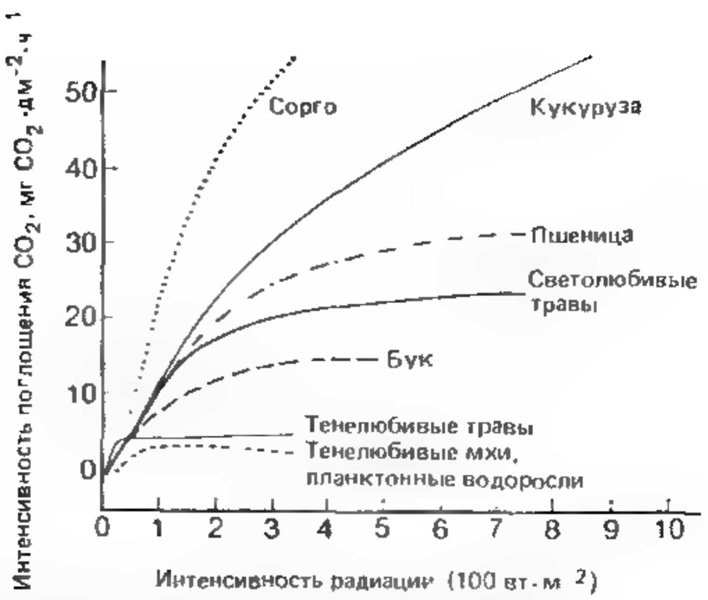


Рис. 3.5. Зависимость скорости фотосинтеза у различных растений от интенсивности падающей радиации (при оптимальных температурах и при естественных концентрациях CO_2). Обратите внимание на то, что кукуруза и сорго принадлежат к C_4-, а все остальные к C_3-растениям (ср. с рис. 3.3). (Рисунок из Larcher, 1980, составленный по данным различных авторов)

типов растут в тени, *чистая* скорость ассимиляции у тенелюбивых растений бывает выше, чем у светолюбивых. А вот C_4-растения (к ним относится ряд злаков и двудольных растений — особенно из числа растущих в тропиках и в засушливых зонах; к таким растениям принадлежат и некоторые важные сельскохозяйственные культуры, например сорго и кукуруза) способны увеличивать интенсивность фотосинтеза с возрастанием освещенности при таких значениях последней, каковые намного превосходят все, с чем можно столкнуться в природных условиях (рис. 3.3 и 3.5). При таком разнообразии растений по характеру реагирования на количество падающего света неудивительно, что естественная растительность состоит, как правило, из ярусов, образованных растениями, способность которых к утилизации лучистой энергии соответствует их положению в растительном покрове.

Иной раз приходится наблюдать и нечто резко отличающееся от описанных выше «стратегических» различий. Бывает, например, так, что в процессе роста растения листья его формируются по-разному — в прямой зависимости от того, при каком световом режиме развивался лист или почка, из которой он появился. Это нередко приводит к возникновению на одном и том же растении «световых» и «теневых» листьев. Световые листья обычно меньше по размерам, толще, на единицу их площади приходится больше клеток, жилкование гуще, хлоропласты в клетках упакованы плотнее, а сухая масса в пересчете на единицу площади, как правило, выше. Площадь же теневых листьев по отношению к их сухой массе высока; теневые листья к тому же часто бывают намного прозрачнее световых. Нижние

теневые листья какого-либо дерева, быть может, и не вносят особенно заметного вклада в энергетический бюджет несущего их растения, но они в состоянии по крайней мере окупить свое собственное дыхание — ведь их точкам компенсации соответствуют меньшие значения освещенности.

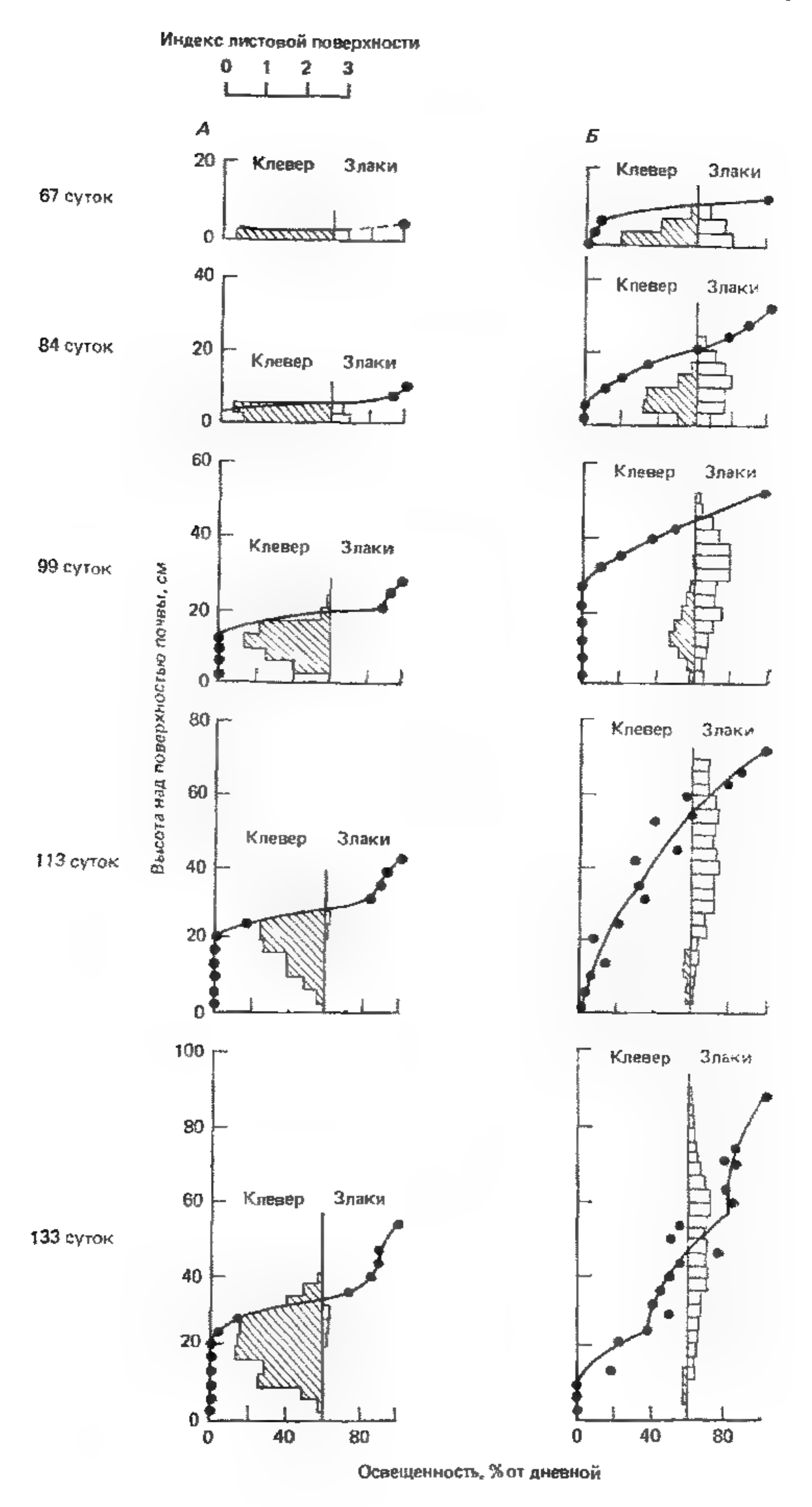
Стало быть, «тактическое маневрирование» происходит обыкновенно не на уровне растения в целом, а на уровне отдельного листа или даже его частей. И все же на такие маневры уходит время. Для того чтобы сообразно занимаемым им местам выросли световые и теневые листья, растение, его почка или формирующийся лист должны воспринимать внешние условия и реагировать на них, образуя лист, обладающий надлежащим строением. Образование нового листа неизбежно сопряжено с некоторой задержкой, поэтому растение никак не может преобразиться с быстротой, достаточной, например, для того, чтобы поспеть за изменениями освещенности, сопровождающими смену пасмурного дня ясным и солнечным. Но вот интенсивность фотосинтеза растение в состоянии изменить с быстротой необычайной — такой, что фотосинтез может ускорить даже пробегающий по растению солнечный зайчик.

3.2.3. Свет как ресурс для популяции

Индекс листовой поверхности. — Оптимальные значения ИЛП, которые непрестанно сдвигаются.

Земледельцу, лесоводу или специалисту по охране природы чаще всего важно понимать не столько то, как функционирует отдельный лист или отдельное растение, сколько то, как функционирует целая популяция, сообщество или покрытая растительностью территория. Листовой полог леса или посевов — это «популяция листьев». Всю ее в целом можно охарактеризовать величиной, которая называется «индексом листовой поверхности» (ИЛП) и представляет собой отношение общей площади листьев к площади соответствующего участка почвы. Слияние зон пониженной освещенности, создаваемых отдельными слагающими полог листьями, приводит к образованию градиента освещенности. Форма кривой снижения освещенности в значительной мере зависит от того, под какими углами расположены листья. Когда солнце стоит высоко над горизонтом, внутри полога из листьев, расположенных почти горизонтально (как, например, у клевера), освещенность падает очень резко. Напротив, в густой злаковой дернине листья расположены так, что в глубину растительного покрова проникает много света — как прямого, так и отраженного от листьев (рис. 3.6).

Растительный покров в большинстве случаев бывает устроен так, что входящие в его состав листья скучены: одни купаются


Индекс листовой поверхности
0 1 2 3
А
Б
Клевер
Злаки
67 суток
84 суток
99 суток
113 суток
133 суток
Высота над поверхностью почвы, см
0
20
40
60
80
100
0
40
80
Освещенность, % от дневной

в солнечных лучах, другие пребывают в тени. Исключения не составляет даже листва чахлых пустынных кустарников. Большая часть фотосинтетической активности приходится обычно на совершенно незатененную часть листового полога, но чем выше общая освещенность, тем заметнее вклад, вносимый его нижними слоями. Все живое, однако, дышит, и если листья окажутся слишком низко, дыхание может обогнать фотосинтез. Случись такое, чистая скорость ассимиляции у этих листьев будет отрицательна и они станут тормозить фиксацию энергии листовым пологом в целом. Для популяции растений любого данного вида должно, очевидно, существовать оптимальное значение индекса листовой поверхности — то, при котором достигается наибольшая скорость фиксации солнечной энергии в пересчете на единицу площади поверхности почвы. При высоких значениях ИЛП наиболее затененные листья и целые растения могут понизить ассимиляционный потенциал всего сообщества: в популяции растений может оказаться слишком много листьев! Это было продемонстрировано классическим опытом Уотсона (Watson, 1958), удалявшего нижние листья в переуплотненных посадках капуты и показавшего, что скорость продуцирования сухого вещества от этого возрастает.

Хитроумный растениевод, лесничий, а то и хранитель естественного ландшафта, быть может, пожелает поддерживать в своем хозяйстве оптимальную плотность листового покрова — такую, при которой связывается наибольшее количество солнечной энергии. Замысел нехитрый, но исполнить его не так-то просто. Если принять, что вода и элементы минерального питания не лимитированы, то оптимальное значение ИЛП популяции растений зависит от формы и расположения листьев в листовом пологе, от высоты солнца над горизонтом и от интенсивности солнечного излучения. Когда Солнце стоит невысоко, лучи его, как правило, проникают в толщу листвы не так, как в полдень. Еще важнее то, что по мере повышения общей освещенности компенсационный уровень обычно все более и более смещается в глубину полога. Таким образом, оптимальное для данного

Рис. 3.6. Смешанный травостой из злаков и ползучего клевера (*Trifolium repens*): вертикальное распределение листовой поверхности и убывание освещенности по мере углубления в толщу листового полога. На рисунках показаны значения индекса листовой поверхности (отношения площади поверхности листьев к площади соответствующего участка поверхности почвы) для каждого из последовательных вертикальных интервалов (расположенных на различных высотах над поверхностью почвы). Левые (заштрихованные части диаграмм соответствуют клеверу, а правые (незаштрихованные) — злакам. *А*. Травостой с преобладанием клевера. *Б*. Травостой с преобладанием злаков. Обратите внимание на то, как резко падает освещенность в самой верхней части листового полога клевера (листья там, как правило, расположены горизонтально), и на то, как постепенно убывает освещенность по мере углубления в толщу злакового травостоя (где листья расположены под бóльшими углами к поверхности почвы). (Рисунок из Stern, Donald, 1962.)

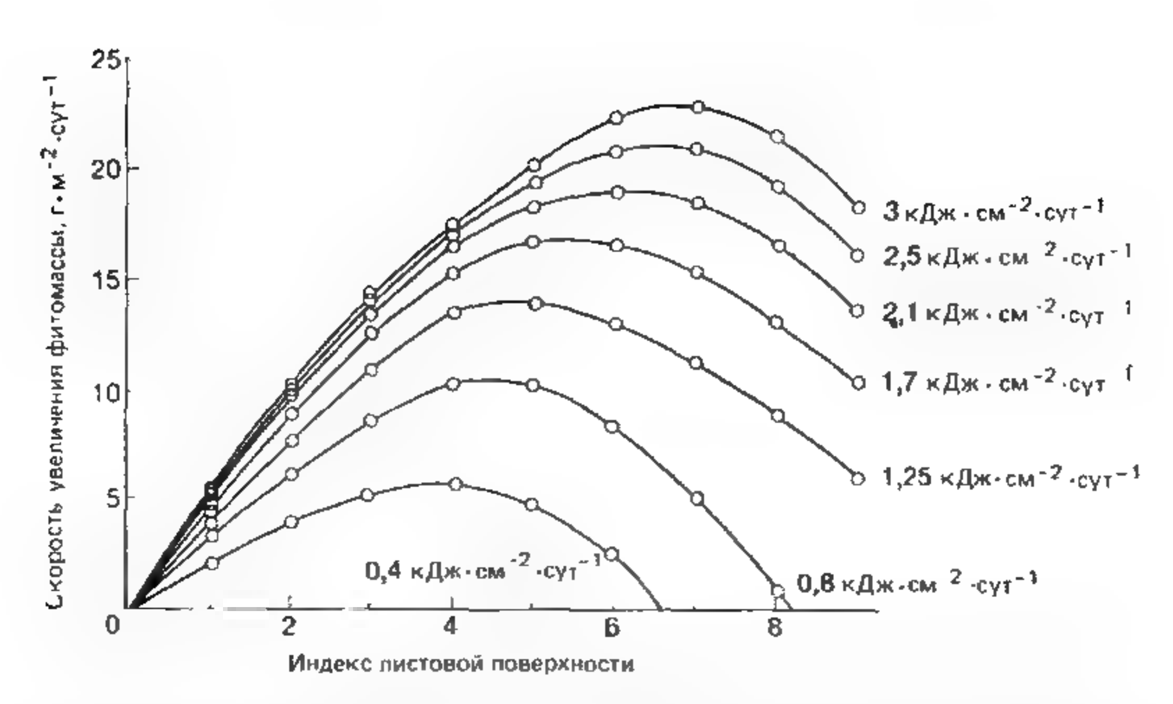


Рис. 3.7. Связь между скоростью роста фитомассы клевера *Trifolium subterraneum* и индексом листовой поверхности (ИЛП) при различных интенсивностях солнечного света. Обратите внимание на то, что значение индекса листовой поверхности, при котором скорость роста фитомассы максимальна, зависит от интенсивности света. (Рисунок из Black, 1963.)

растительного покрова значение ИЛП всегда изменяется от сезона к сезону, с наступлением каждого нового дня и даже по ходу одного-единственного светового дня (рис. 3.7). В результате в большинстве случаев (пожалуй, даже всегда) оказывается так, что почти половину своей жизни растительность проводит при значении ИЛП, не достигающем оптимума, и еще почти половину — при значении ИЛП, превышающем оптимум. И лишь на какие-то неуловимые мгновения значение ИЛП становится оптимальным.

3.2.4. Солнечная радиация: некоторые итоги

Зеленые растения как потребители света в качестве ресурса обладают рядом ограничивающих свойств. Описание этих свойств можно подытожить следующим образом.

1. В умеренном климате в течение значительной части года, а в засушливом — круглый год поверхность почвы не прикрыта листвой, поэтому бо́льшая часть солнечного излучения падает на оголенные ветви и на обнаженную землю.

2. На фотосинтетически активный диапазон приходится лишь около 44% лучистой энергии Солнца.

3. Максимальная интенсивность фотосинтеза в листьях достигается, по-видимому, лишь тогда, когда его продукты незамедлительно удаляются (направляются в развивающиеся почки, клубни и т. д.). Даже при ярком солнечном освещении интенсивность фотосинтеза может не достигать максимума.

4. Даже в тех случаях, когда листовой полог развит в полной мере и полностью покрывает поверхность почвы, значение индекса листовой поверхности редко бывает оптимальным: вовремя подогнать число и угол наклона листьев к изменениям освещенности и направления света — дело нелегкое.

5. Максимальные значения эффективности использования лучистой энергии, известные у растений, составляют 3—4,5%; наблюдались они в культуре морских микроскопических водорослей при сравнительно низких значениях освещенности. В тропических лесах соответствующие значения укладываются в интервал 1—3%, а в лесах умеренного пояса — 0,6—1,2%; в посевах сельскохозяйственных культур в умеренном поясе они составляют примерно 0,6%. На таких значениях эффективности использования световых ресурсов и держится энергетика всех экосистем.

В перечисленных ниже работах роль и значение света как ресурса роста и развития растений обсуждаются намного подробнее; эти же работы содержат ссылки на множество разнообразных литературных источников: Whatley, Whatley, 1980; Grace, 1983; Fitter, Hay, 1981 и Larcher, 1980. Последняя из них содержит обзор большого числа работ, первоначально опубликованных на французском и немецком языках.

3.3. Неорганические молекулы как ресурсы

В процесс фотосинтеза непосредственно вовлекаются три ресурса: свет, двуокись углерода и вода, вступающие между собой в сложные взаимодействия. Связанная хлорофиллом лучистая энергия расходуется на расщепление молекул воды; при этом двуокись углерода восстанавливается, а кислород высвобождается.

3.3.1. Двуокись углерода

Доступность CO_2 для всех соседних растений примерно одинакова.

Практически вся используемая при фотосинтезе двуокись углерода поступает из атмосферы. Концентрация ее в атмосферном воздухе претерпевает незначительные колебания вокруг значения 0,03% (или 300 млн$^{-1}$); исключение составляет воздух, находящийся в непосредственной близости от активно дышащих или фотосинтезирующих организмов. Ночью поток двуокиси углерода в наземных экосистемах направлен вверх — от почвы и растительности в атмосферу, а солнечным днем над листовым пологом возникает поток двуокиси углерода, направленный вниз. Согласно результатам одного исследования, разность между концентрациями двуокиси углерода на высотах 48 и 138 см над

листовым пологом кукурузного поля ночью составила лишь 2—12, а днем — 2—4 млн$^{-1}$ (Wright, Lemon, 1966). Когда интенсивность фотосинтеза достигала максимальных значений, концентрация CO_2 в гуще посевов не опускалась ниже примерно 264 млн$^{-1}$; в лабораторных же условиях кукурузный лист, содержащийся в закрытом сосуде, в состоянии понизить концентрацию CO_2 вплоть до 5—10 млн$^{-1}$. Сказанное позволяет предположить, что густота листьев в посевах сельскохозяйственных растений обычно даже не приближается к тому уровню, при котором двуокись углерода могла бы стать лимитирующим ресурсом. Отмеченное снижение концентрации CO_2 в гуще посевов кукурузы могло понизить максимальную интенсивность фотосинтеза не более чем на 12%.

Двуокись углерода свободно диффундирует в воздухе, и снижение ее количества должно, по всей вероятности, сказываться на всех растениях данной популяции в равной мере. Иными словами, в этом отношении едва ли мыслим какой-либо реальный способ обретения одним растением преимуществ перед своими соседями: углекислоту в свое безраздельное пользование не захватишь — это, вообще говоря, ресурс общедоступный.

3.3.2. Вода

Потребление воды и обмен веществ у наземных животных. — Способы, которыми растения снижают потери воды: раскрытие устьиц; особенности строения, снижающие диффузионный градиент; последовательный полиморфизм листьев. — САМ-метаболизм. — C_4-растения. — Поглощение воды. — Почва как резервуар: полевая влагоемкость и влажность устойчивого завядания. — Поглощение воды корнями растений. — Распределение воды в почве. — Зондирование почвы корнями и поглощение воды. — Корни как «приспособленцы».

Количество воды, используемой при фотосинтезе, ничтожно по сравнению с тем ее количеством, что проходит через организм растения в процессе фотосинтеза. В процессе эволюции ни одному организму не удалось обзавестись мембраной, которая пропускала бы CO_2, но не пропускала бы водяного пара (дело в том, что молекула H_2O меньше молекулы CO_2). Поэтому всякий наземный организм, получающий двуокись углерода из атмосферы (или отдающий ее в атмосферу), одновременно неизбежно теряет воду. Если температура листа превышает температуру воздуха, то, поглощая CO_2, растение теряет воду даже тогда, когда воздух насыщен водяным паром.

Необходимым условием протекания обменных процессов в организме является его обводнение: вода — это та среда, в которой протекают соответствующие химические реакции. Ни одно

живое существо не застраховано от потерь воды, и поэтому ее запас, находящийся в организме, нуждается в постоянном пополнении. Наземные животные в большинстве своем попросту пьют воду и (или) получают ее с поедаемой ими пищей. Некоторое количество воды образуется в результате метаболической трансформации веществ, содержащихся в организме или поступающих с пищей; известны исключительные случаи, когда животные, обитающие в засушливых районах, получают таким путем (особенно в результате метаболизма жиров) всю потребляемую ими воду. В условиях засушливого климата «метаболическая вода», образующаяся при окислении жиров, возможно, вносит также существенный вклад в водный баланс некоторых семян.

Степень доступности и близость мелких водоемов иной раз налагает непреодолимые ограничения на распространение и численность зависящих от источника питьевой воды сухопутных животных. Нагрузка, которой подвергают тот или иной участок травостоя травоядные животные, зависит подчас от расстояния до ближайшей лужи; это приводит к тому, что вблизи водоисточника возникает явный перевыпас, а поодаль от него — недовыпас. Гудоллом (Goodall, 1967) предложены изящные модели этого явления.

У наземных растений физиологические компромиссы, диктуемые необходимостью сбережения воды, особенно сложны: дело не только в том, что при поглощении двуокиси углерода всякий раз теряется вода, но еще и в том, что растение прикреплено с помощью корней на одном месте и на поиски воды в отличие от большинства животных отправиться не может.

Чтобы поглощать CO_2, зеленому растению приходится терять воду; есть, однако, способы органических потерь с минимальным ущербом для ассимиляции углерода. Основных способов пять.

1. Относительная «водонепроницаемость» надземных частей растения, нарушаемая лишь во время контролируемых промежутков активного фотосинтеза, может обеспечиваться благодаря определенным ритмам раскрытия и закрытия устьиц («листовых пор»). Ритмы эти бывают суточными; впрочем, иногда своим поведением устьица немедленно реагируют на степень обеспеченности растения водой. Случается, что движения листовых пор вызываются непосредственно условиями, складывающимися близ поверхности самого листа; растение в таких случаях реагирует на опасность иссушения именно там и именно тогда, где и когда такая опасность впервые возникает и воспринимается растением.

Число устьиц, приходящихся на единицу площади листа, обычно оказывается наибольшим у тех растений, которые часто подвергаются воздействию засухи; у этих же растений поверхность листьев бывает покрыта толстой кутикулой, способствующей снижению потерь воды. Все это приводит к максимальному

облегчению водо- и газообмена во время протекания фотосинтеза, а в остальное время — напротив, к повышению водонепроницаемости растения. Так, например, незатененные световые листья дерева обычно отличаются от теневых листьев того же дерева большей плотностью расположения устьиц и более толстой кутикулой.

2. Морфологические особенности листьев, такие, как волоски, погруженные устьица и сосредоточение устьиц на небольших обособленных участках нижней поверхности листа, делают перепад концентраций по пути диффузии водяного пара от влажных стенок мезофилльных клеток к толще окружающего воздуха менее резким, тем самым замедляя потерю воды. При этом, однако, те же особенности строения понижают и диффузионный градиент концентрации CO_2 и соответственно скорость его поступления в организм растения. В отличие от степени раскрытия устьиц эти детали строения не могут видоизменяться ни поминутно, ни день ото дня; они просто-напросто замедляют и отдачу воды, и фотосинтез. Впрочем, в некоторых случаях листья, покрытые достаточно толстым слоем воска или сильно опушенные, отражают несколько бóльшую часть излучения, лежащего за пределами диапазона ФАР, что приводит к некоторому снижению температуры листа и соответственно замедлению испарения воды.

3. У некоторых растений в разные сезоны образуются совершенно различные по строению листья, со сменой сезона всякий раз опадающие. Например, в то время года, когда воды в почве предостаточно, некоторые кустарники пустынь в Израиле (в частности, *Teucrium polium*) образуют сильно рассеченные листья с тонкой кутикулой; с наступлением же более засушливого сезона эти листья сменяются другими — мелкими кожистыми нерассеченными, а эти листья, опадая в свою очередь, подчас оставляют на растении лишь зеленые колючки да шипы (Orshan, 1963). В листовом пологе, образуемом такими растениями, имеет место последовательный (т. е. реализуемый не одновременно, а по ходу вегетационного сезона) полиморфизм: листья одного типа сменяются листьями другого типа — менее активными фотосинтетически, но и менее водопроницаемыми.

4. Процесс поглощения растением двуокиси углерода иногда бывает отделен от самого фотосинтеза. Достигается это тем, что ночью устьица остаются открытыми (и впускают CO_2), а днем закрываются. Растения, обладающие такой особенностью, называют САМ-растениями[1], потому что процесс этот был впервые обнаружен у растений из семейства толстянковых (Crassulaceae) и потому что поглощенная растением CO_2 в ходе этого

[1] САМ — от Crassulaceae Acid Metabolism (кислотный метаболизм толстянковых). — *Прим. ред.*

Таблица 3.1. Примеры растений с фотосинтетическими системами C_3-, C_4- и САМ-типов. Наиболее полный перечень видов растений с различными фотосинтетическими системами приведен Эвансом (Evans, 1971)

Типичные C_3-растения

Triticum vulgare (пшеница), *Secale cereale* (рожь), *Lolium perenne* (плевел многолетний), *Dactylis glomerata* (ежа сборная), *Vicia faba* (горошек бобовый), *Phaseolus multiflorus* (фасоль многоцветковая), *Trifolium repens* (клевер ползучий), *Medicago sativa* (люцерна посевная).
Все виды родов *Quercus* (дуб), *Fagus* (бук), *Betula* (береза), *Pinus* (сосна).

Типичные C_4-растения

Zea mays (кукуруза), *Saccharum officinale* (сахарный тростник), *Panicum miliaceum* (просо южное), *Sorghum vulgare* (сорго), *Echinochloa crus-galli* (ежовник, петушье просо), *Setaria italica* (щетинник итальянский).
Многие виды семейства амарантовых (Amaranthaceae), а также портулаковые (Portulacaceae) и маревые (Chenopodiaceae).

Типичные САМ-растения

Echinocactus fendleri, Ferocactus acanthoides и *Opuntia polyacantha* (все — пустынные суккуленты), *Tillandsia recurvata* (эпифит)

Растения «смешанных» родов (в состав некоторых родов входят как C_3-, так и C_4-виды)

Euphorbia maculata (C_4), *E. corollata* (C_3), *Cyperus rotundus* (C_4), *C. papyrus* (C_3), *Atriplex rosea* (C_4) и *A. hastata* (C_3).

процесса накапливается в составе органических кислот. Двуокись углерода, связанная в темноте, включается в последовательность фотосинтетических реакций днем, когда устьица закрыты. Осуществление этого процесса, судя по всему, представляет собой высокоэффективный способ экономии воды, но за ним, по-видимому, скрываются какие-то издержки. САМ-растениям не суждено «унаследовать землю» — они, вообще говоря, остаются приуроченными к засушливым и, как правило, открытым местообитаниям. Впрочем, к настоящему времени САМ-метаболизм обнаружен не только у толстянковых, но и у растений самых разнообразных семейств.

5. Диффузионный градиент концентрации CO_2, ведущий из воздуха внутрь листа, можно сделать резче, чем градиент концентрации водяного пара, ведущий из листа в окружающий воздух. Именно так обстоит дело у так называемых C_4-растений (название происходит оттого, что первым этапом ассимиляции CO_2 этими растениями является включение ее в состав четырехуглеродных карбоновых кислот). Некоторые характерные представители C_3-, C_4- и САМ-растений перечислены в таблице 3.1. У C_4-растений процесс ферментативной фиксации CO_2 приводит к снижению ее концентрации внутри листа до гораздо более низких значений, чем у C_3-растений (гораздо более обычных). Скорость выделения водяного пара от этого не изменяется, а скорость диффузии CO_2 внутрь листа возрастает. По эффектив-

ности использования воды (т. е. по количеству связанного углерода, приходящегося на единицу израсходованной при транспирации воды) C_4-растения могут превосходить C_3-растения в два раза.

И опять уместен вопрос: отчего же растениям типа C_4, столь эффективно использующим воду, не удалось занять доминирующего положения в растительном мире? На сей раз, однако, противостоящие выгодам издержки весьма очевидны. Для C_4-фотосинтеза характерна высокая компенсационная точка, и при низких значениях освещенности такой фотосинтез неэффективен; поэтому C_4-растения плохо растут в тени. Кроме того, температурные оптимумы для роста C_4-растений выше, чем C_3-растений, и большая часть C_4-растений растет в засушливых областях или в тропиках. Те немногие C_4-растения, которые достигают умеренных широт (например, *Spartina* spp.), встречаются в морских либо иных обогащенных солями местообитаниях, т. е. там, где осмотические условия могут предоставлять растениям, эффективно использующим воду, особые преимущества. Быть может, самая замечательная особенность C_4-растений состоит в том, что высокая эффективность использования воды, судя по всему, служит у них не для ускоренного роста побегов, а для того, чтобы направлять большую, чем у C_3-растений, часть пластических ресурсов на формирование корневой системы (как правило, хорошо развитой). Это обстоятельство, по-видимому, косвенно указывает на то, что сама по себе скорость ассимиляции углерода не принадлежит к числу основных факторов, лимитирующих рост этих растений, и что куда более важную роль играет нехватка воды и(или) элементов минерального питания.

Водный и углекислотный балансы надземных частей растения тесно связаны между собой, но под поверхностью почвы CO_2 как ресурс не играет никакой роли. Наземное растение может получать воду непосредственно из орошающего его дождя или из оседающей на нем росы; вода при этом всасывается через поверхность листьев. Значение такого способа получения воды, по-видимому, все же невелико. Большая часть используемых наземными растениями водных ресурсов находится в почве, служащей их резервуаром. Вода поступает в этот резервуар с дождем или при таянии снега и проникает в почвенные поры. Проникновение воды в почву отнюдь не означает того, что она стала доступна растениям. Дальнейшая судьба почвенной влаги зависит от размеров пор, в которых вода вопреки земному притяжению может удерживаться капиллярными силами. Если эти поры широки (как в песчаной почве), то значительная часть воды обычно уходит: она просачивается сквозь толщу почвы, пока не встретит какое-либо препятствие, и либо пополняет запасы грунтовых вод, поднимая их уровень, либо безвозвратно стекает в ручьи и реки. Приходящееся на единицу объема (или

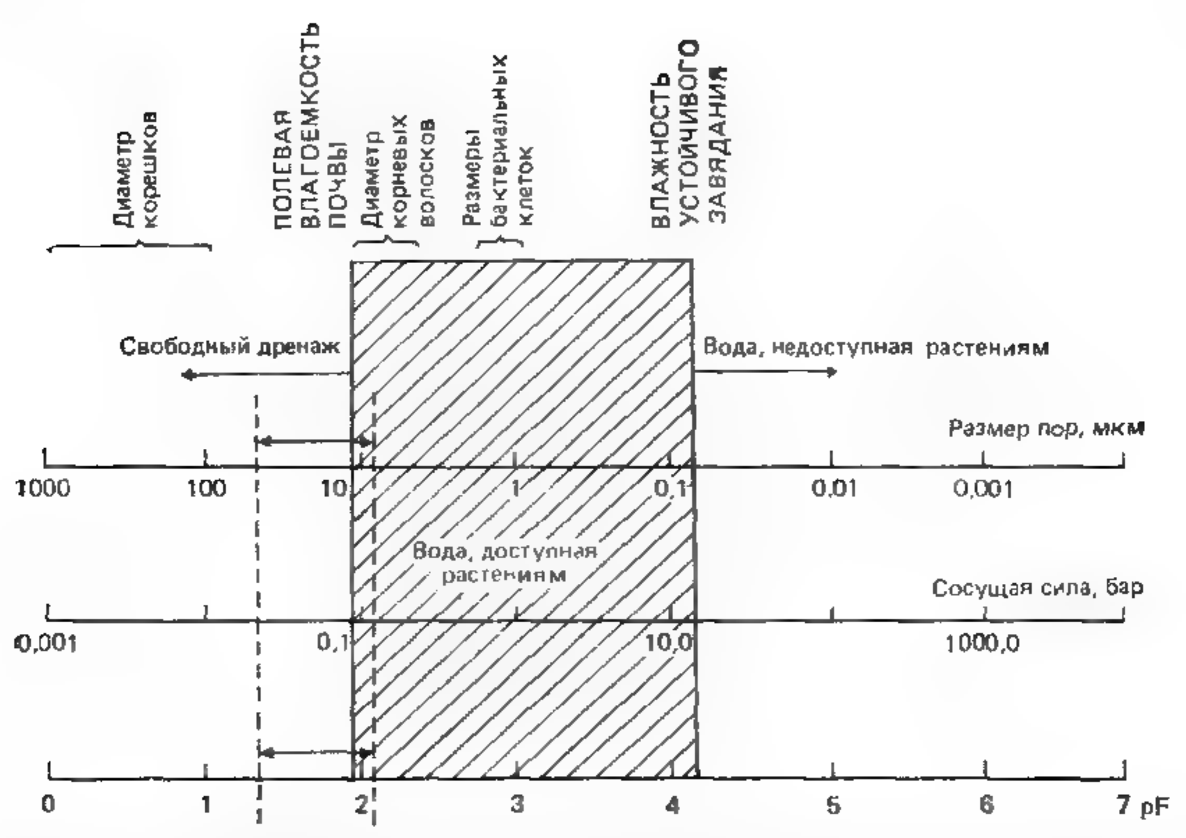


Рис. 3.8. Вода в почве. Показано соотношение между тремя характеристиками статуса почвенной влаги: 1) pF — силой, с которой вода удерживается в порах (выражаемой величиной логарифма высоты водяного столба (в см), который могут поддерживать в почве капиллярные силы); 2) той же самой силой, выражаемой давлением водяного столба в атмосферах или барах; 3) диаметром почвенных пор, остающихся заполненными водой. Рисунок дает возможность сравнить размеры заполненных водой пор с размерами корешков, корневых волосков и бактериальных клеток

массы) почвы количество воды, удерживаемой в почвенных порах вопреки силе тяжести, называется «полевой влагоемкостью» почвы. Это не что иное, как верхний предел содержания влаги в свободно дренируемой почве. Есть еще и нижний предел «полезного» влагосодержания почвы: если оно опускается ниже этого предела, то растения уже не в состоянии использовать почвенную влагу в качестве ресурса для роста (рис. 3.8). Высота этого нижнего предела предопределяется способностью растений развивать всасывающее усилие, необходимое для извлечения воды из все более и более узких почвенных пор; предел этот именуется «влажностью устойчивого завядания»: это такое содержание влаги в почве, при котором растения, имеющие возможность медленно испарять воду, обычно впадают в состояние устойчивого завядания, от которого они уже не могут оправиться. Растения различных видов не очень сильно различаются по величинам влажности устойчивого завядания. Вещества, растворенные в почвенной воде, добавляют к капиллярным силам, которые приходится преодолевать растению при всасывании воды, еще и силы осмотические. В засоленных почвах засушливых областей эти силы приобретают особенно большое значение.

В таких местностях поток почвенной влаги направлен в основном вверх — из почвы в атмосферу; при этом на поверхность поднимаются и соли, что приводит к возникновению «осмотически летальных» солончаков.

Хищник может схватить жертву, преследуя ее, а может и дождаться ее в засаде, как сидящий в своей паутине паук. Аналогию с этими двумя процессами можно усмотреть в том, как корни растения добывают воду и биогенные элементы. Бывает так, что вода просачивается через почву навстречу корню, но бывает и так, что через почву навстречу воде прорастает корень. Поглощая воду из прилегающих к его поверхности почвенных пор, корень создает вокруг себя зону пониженной увлажненности. В результате этого между соседними объемами почвы, соединенными многочисленными порами, возникает градиент потенциалов почвенной влаги. Вода перемещается по капиллярам вдоль возникающего градиента в зоны пониженной увлажненности, пополняя тем самым запасы влаги, которая может быть поглощена корнями.

Этот простой процесс значительно осложняется следующим обстоятельством: чем сильнее обезвожен прикорневой объем почвы, тем труднее воду всасывать. Начиная поглощать почвенную влагу, корень поначалу высасывает ее из самых широких пор, потому что она удерживается в них самыми слабыми капиллярными силами. Водой остаются заполненными лишь более узкие и к тому же более извилистые капилляры; вода может поступать в корень только из них, и всасывание, таким образом, затрудняется. Так что если корень вытягивает почвенную влагу очень быстро, то зона пониженной ресурсообеспеченности (т. е. увлажненности) становится выраженной очень отчетливо, а вода из такой зоны может поступать в корень лишь с очень небольшой скоростью. Поэтому растения, быстро испаряющие воду, подчас увядают даже на обильно увлажненной почве. В таком случае существенными факторами, определяющими доступ растения к содержащейся в «почвенном резервуаре» воде, становятся разветвленность пронизывающей почву корневой системы, ее густота и обилие мелких корешков. Чем гуще оплетающая данный объем почвы сеть корешков, тем короче путь, который приходится преодолевать воде.

Вода, поступающая на поверхность почвы с дождем или при таянии снега, распределяется по ее толще неравномерно. Сначала, как правило, до значения, соответствующего полевой влагоемкости, увлажняется лишь верхний слой, а уж затем по мере дальнейшего выпадения осадков граница этого насыщенного влагой слоя смещается все ниже и ниже в глубь почвы (рис. 3.9). Сказанное означает, что различным частям корневой системы одного и того же растения порой приходится всасывать воду, удерживаемую совершенно различными по величине ка-

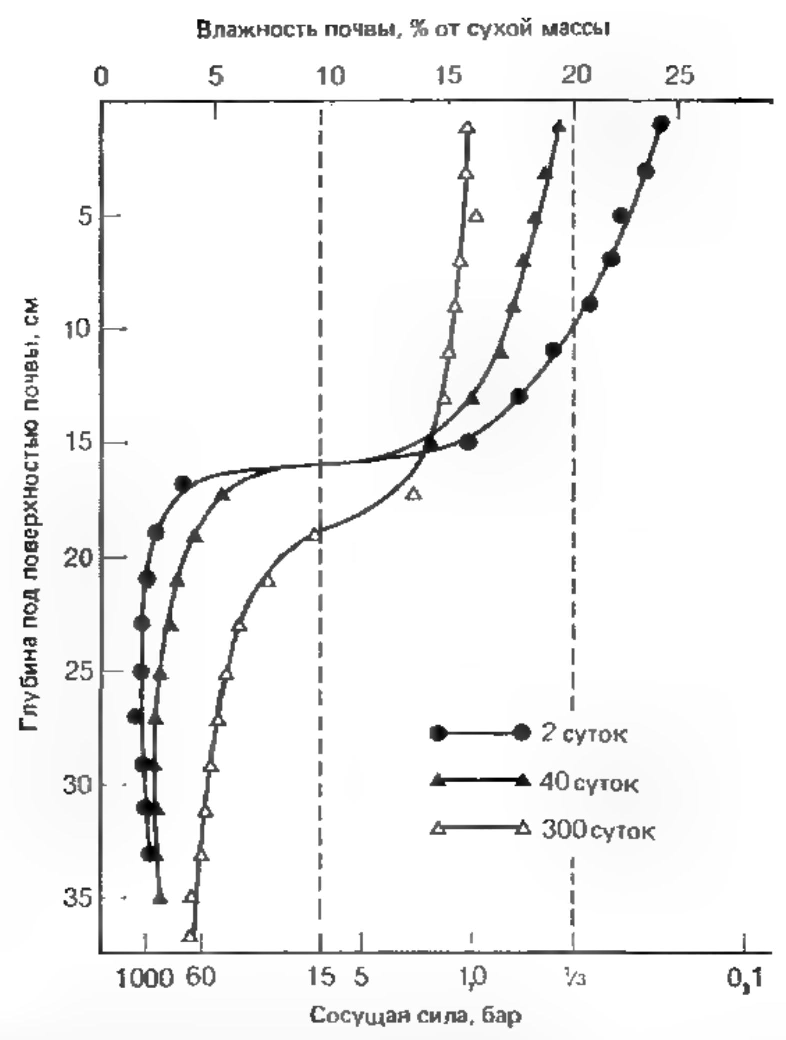


Рис. 3.9. Скорость проникновения ограниченного объема воды в толщу сухой суглинистой почвы. (По Russell, 1973.)

пиллярными силами. В засушливых районах, где осадки выпадают в виде нечастых и непродолжительных ливней, приповерхностный слой может при этом насытиться влагой (до значения полевой влагоемкости), тогда как влажность более глубоких горизонтов может оставаться на точке завядания или быть еще ниже. В этом таится опасность, угрожающая существованию проростка: после дождя во влажном приповерхностном слое семя может прорасти, но под этим слоем лежит слой почвы, который не в состоянии обеспечить проросток водными ресурсами, необходимыми для его дальнейшего роста. У встречающихся в таких местах растений можно обнаружить множество разнообразных физиологических механизмов «прерывания покоя», предохраняющих их от слишком быстрого реагирования на недостаточно обильный дождь.

Корни растений в большинстве своем обладают особенностями, наделяющими их свойствами «разведчиков». Корни сначала растут в длину, а уж затем дают боковые отростки (побеги же сначала образуют зачатки листьев, а уж затем удлиняются); благодаря этому свойству корней эксплуатации почвенных ресурсов предшествует их разведка. Боковые корни обычно

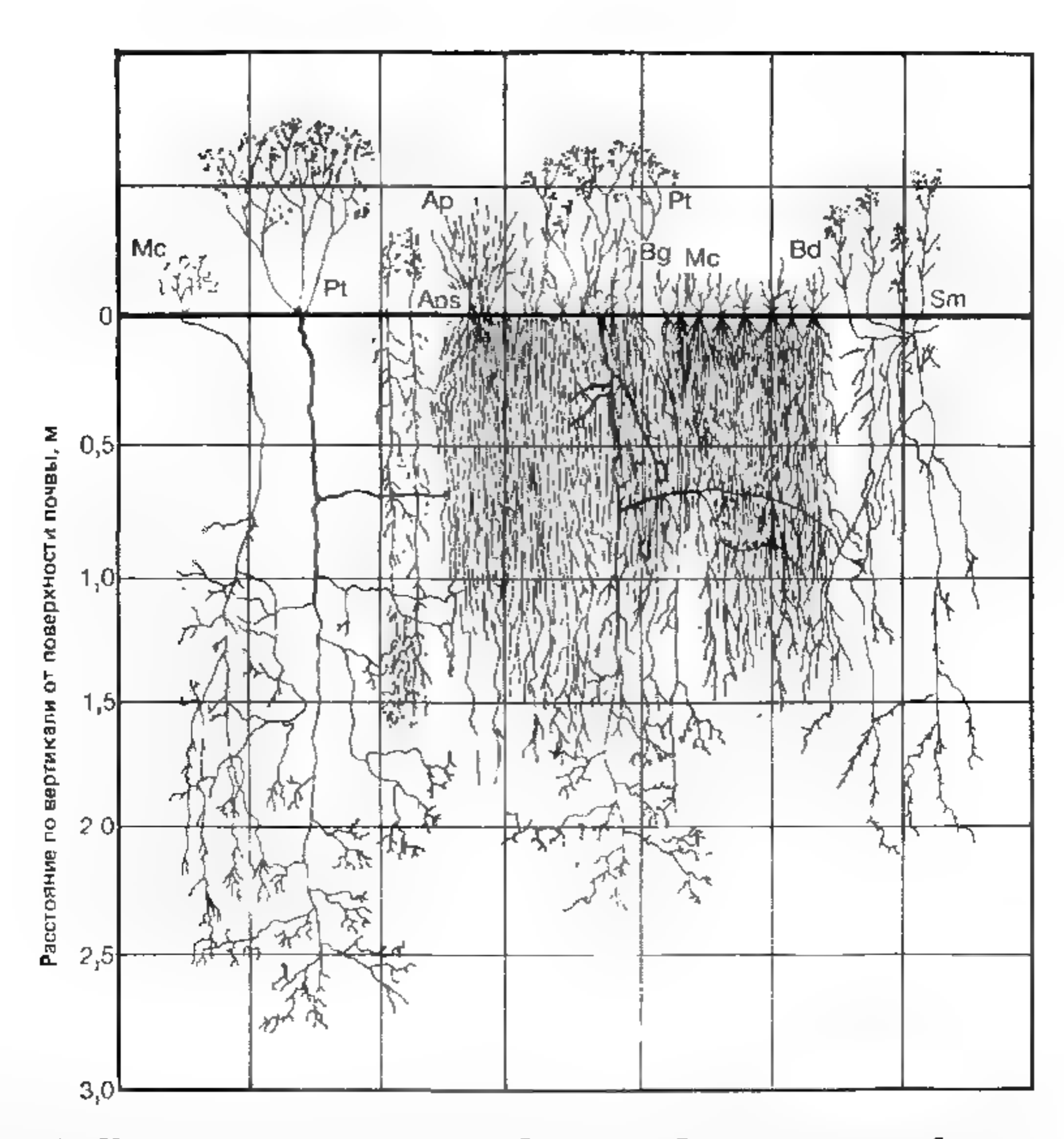


Рис. 3.10. Корневые системы растений типичной короткотравной прерии по истечении ряда лет со средним количеством осадков (Хейз, Канзас). Al — *Allionia linearis*; Ap — *Aristida purpurea*; Aps — *Ambrosia psilostachya;* Bd — *Buchloe dactyloides*; Bg — *Bouteloua gracilis*; Kg — *Kuhnia glutinosa*; Lj — *Lygodesmia juncea*; Mc — *Malvastrum coccineum*; Pt — *Psoralia tenuiflora;* Sm — *Solidago mollis*; Ss — *Sideranthus spinulosus.* (Рисунок из Albertson, 1937 и Weaver, Albertson, 1943.)

развиваются так, что они растут в различных направлениях от основного; от этих первичных корней в различных же направлениях разрастаются вторичные, а от вторичных — третичные. Эти правила роста как бы направляют зондирование данного объема почвы; эти же правила снижают вероятность того, что два ответвления одного и того же корня будут эксплуатировать одну и ту же частицу почвы и проникнут в порождаемую «партнером» зону пониженной ресурсообеспеченности.

Корневая система, которую растение формирует в начале жизни, может предопределить его восприимчивость к событиям, которые произойдут в дальнейшем. У многих растений, которые непосредственно после прорастания оказываются подтоплены водой, развивается поверхностная корневая система: ее прора-

стание вглубь, в анаэробные водонасыщенные почвенные горизонты, притормаживается. Несколько позже по ходу вегетационного сезона, когда воды уже недостает, те же самые растения могут пострадать от засухи, потому что их корни проникли недостаточно глубоко. В местообитаниях, куда вода поступает главным образом в виде выпадающих на сухую почву эпизодических ливней, проростку, морфогенетическая программа которого смолоду направляет его ресурсы на формирование глубокого стержневого корня, последующие ливни принесут мало пользы. Напротив, там, где «почвенный резервуар» на всю глубину наполняется обильными весенними дождями, сменяющимися продолжительной засухой, программа развития, предусматривающая раннее формирование стержневого корня, может обеспечить растению непрерывный доступ к воде.

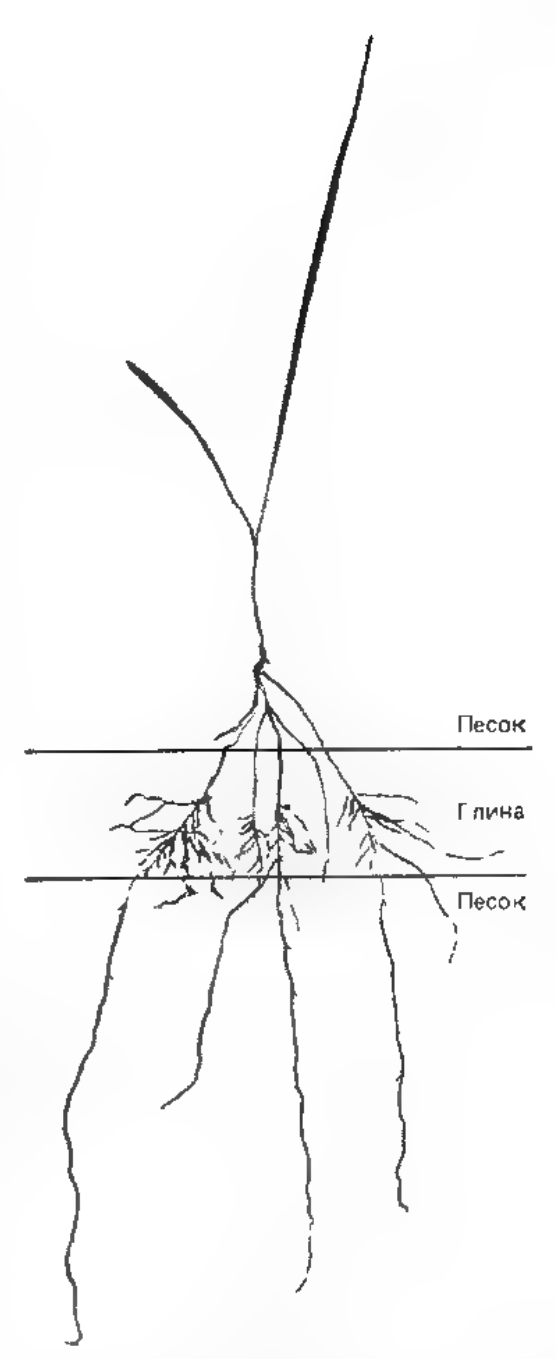


Рис. 3.11. Корневая система, образованная растением пшеницы по мере прорастания корней сквозь толщу песчаной почвы, содержавшей прослойку глины. Обратите внимание, как чутко отзывается развитие корня на те сугубо местные условия, в которые он попадает. (Рисунок предоставлен J. V. Lake.)

Между «программами развития» корней различных растений можно, конечно, усмотреть явные различия (рис. 3.10), причем некоторые из них играют большую роль в поддержании «соответствия между организмом и средой»; но все же именно способность корневой системы «ломать» жесткие программы и приноравливаться к возникающим условиям превращает ее в эффективное орудие эксплуатации почвенных ресурсов.

Корни пронизывают среду, в которой они сталкиваются с различными препятствиями и с неоднородностью почвы — участками с различным содержанием биогенных элементов и воды. Пространственный масштаб такой неоднородности примерно совпадает с диаметром самого корня. Преодолев еще сантиметр, растущий корень может наткнуться на валун, скопление гальки и песчинок, на отмерший корень или на мертвого разлагающегося червя. Он может прорасти сквозь слои мелкопористой глинистой

почвы и сквозь слои суглинка или песка с гораздо более крупными порами (рис. 3.11). Проходя через неоднородную почву (а «с точки зрения корня» всякая почва неоднородна), корень реагирует на встречающиеся препятствия, обильно ветвясь в зонах, из которых можно извлечь ресурсы, и почти не давая ответвлений в наименее благоприятных участках. Наличие у корня такой способности определяется способностью каждого отдельного корешка очень чутко реагировать на встречаемые им условия сугубо местного характера. Известен поразительный пример: однажды наблюдалось проникновение корневой системы дерева в разлагавшийся в торфяном болоте человеческий труп. Внутри изобиловавшего питательными веществами трупа корни ветвились и корневая система приобрела очертания человеческого тела.

Военную аналогию со стратегией и тактикой можно распространить и на сопоставление корня с побегом. Развитие побега подчинено жесткому стратегическому (генотипическому) контролю, допускающему лишь незначительные тактические модификации (длины междоузлий, углов ветвления, формы и размеров листьев). Стратегический контроль над корневой системой ослаблен и допускает величайшую свободу тактического (фенотипического) реагирования на условия существования в неоднородной, в высшей степени непредсказуемой и неупорядоченной среде.

Подробно вопрос о роли воды в континууме «почва — растение — атмосфера» разбирается Пассиурой (Passioura, 1983).

3.3.3. Элементы минерального питания

Все зеленые растения нуждаются в одних и тех же «незаменимых» элементах, но не обязательно в одних и тех же соотношениях. — И вода, и минеральные соли обладают свойствами ресурсов и в этом качестве могут между собой взаимодействовать. — План строения корня предопределяет доступ к минеральным ресурсам почвы. — «Усвояемые» минеральные ресурсы — это «смещенная выборка» из набора минеральных ресурсов, имеющихся в почве. — Микориза.

Чтобы выросло растение, требуются не только свет, двуокись углерода и вода. Нужны еще минеральные ресурсы. К числу минеральных ресурсов, которые растению приходится извлекать из почвы (а если это растение водное, то из окружающей его воды), принадлежат макроэлементы (необходимые в сравнительно больших количествах) — азот (N), фосфор (P), сера (S), калий (K), кальций (Ca), магний (Mg), железо (Fe), а также многочисленные микроэлементы — марганец (Mn), цинк (Zn), медь (Cu) и бор (B) (рис. 3.12). (Многие из этих элементов



ЭЛЕМЕНТЫ, НЕОБХОДИМЫЕ БОЛЬШИНСТВУ ОРГАНИЗМОВ

1. Необходимы всем живым существам 

2. Необходимы животным 

ЭЛЕМЕНТЫ, НЕОБХОДИМЫЕ ОРГАНИЗМАМ ВПОЛНЕ ОПРЕДЕЛЕННЫХ ГРУПП

1. Бор — необходим некоторым сосудистым растениям и водорослям
2. Хром — по-видимому, необходим высшим животным
3. Кобальт — необходим жвачным животным и азотфиксирующим растениям из семейства бобовых
4. Фтор — способствует формированию костей и зубов
5. Иод — необходим высшим животным
6. Селен — необходим некоторым высшим животным (?)
7. Кремний — необходим диатомовым водорослям
8. Ванадий — необходим оболочникам, иглокожим и некоторым водорослям

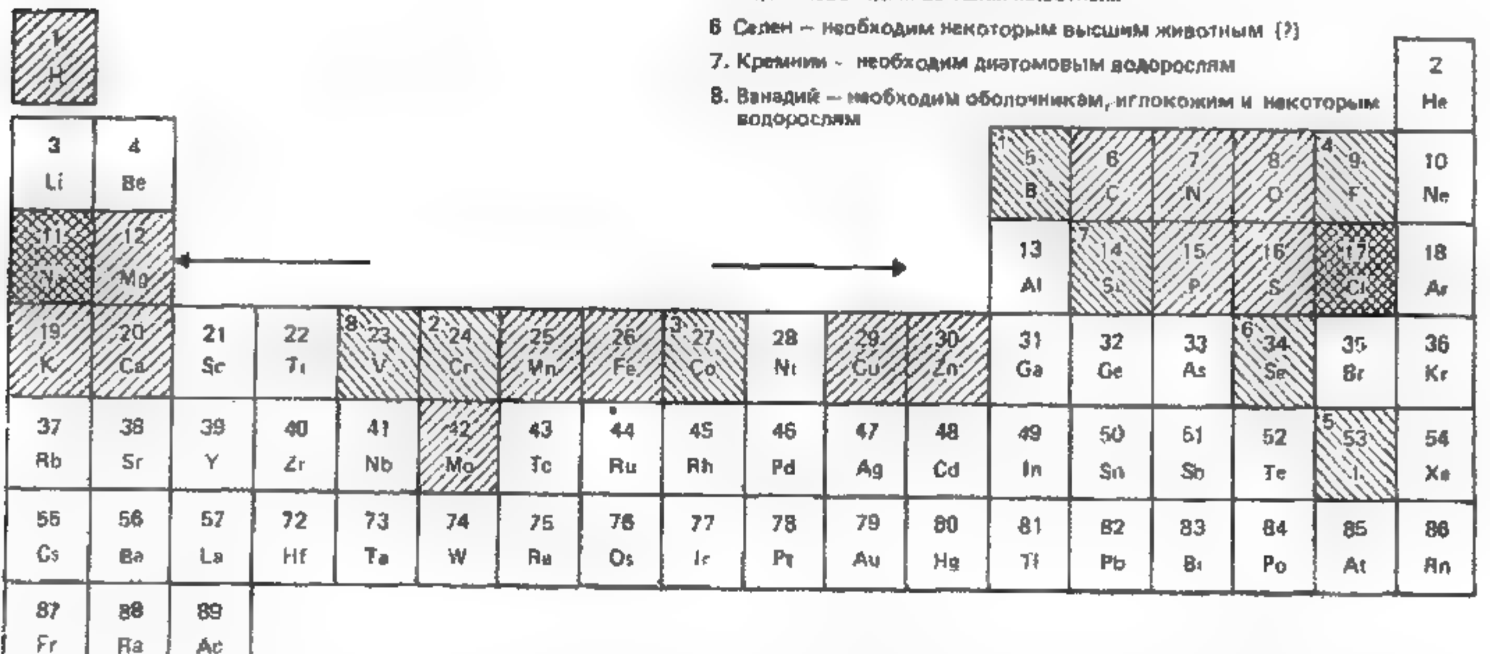
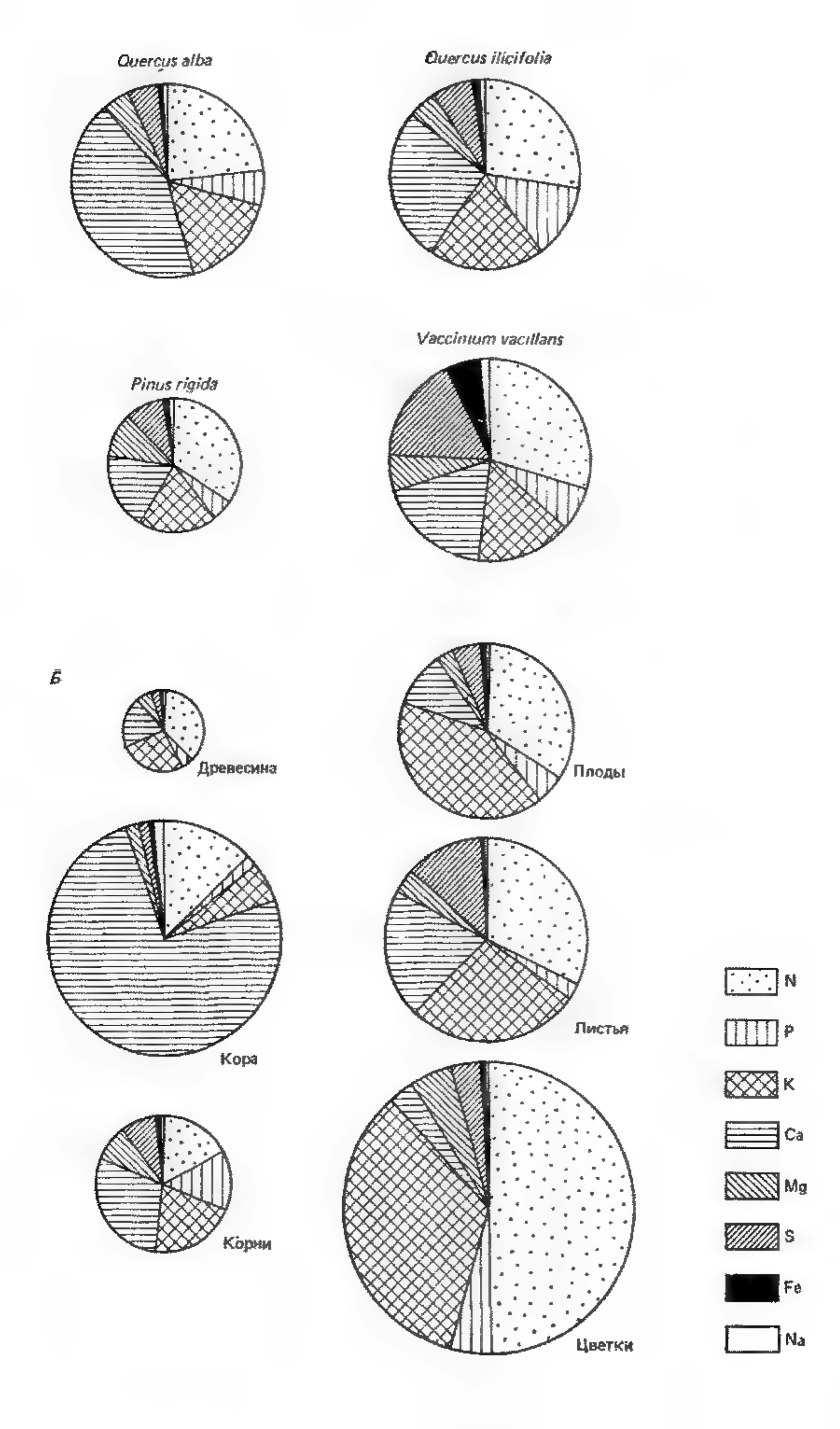


Рис. 3.12. Периодическая система элементов. Различной штриховкой выделены элементы, представляющие собой необходимые для жизнедеятельности различных организмов ресурсы.


Quercus alba
Quercus ilicifolia
Pinus rigida
Vaccinium vacillans
Б
Древесина
Плоды
Кора
Листья
Корни
Цветки
N
P
K
Ca
Mg
S
Fe
Na

необходимы также и животным, но животные чаще всего получают их не с неорганическими веществами, а с органическими соединениями, входящими в состав пищи.) Растения некоторых групп характеризуются особыми потребностями. Например, некоторым папоротникам в качестве элемента минерального питания совершенно необходим алюминий, диатомовым водорослям — кремний, а некоторым планктонным водорослям — селен. Для формирования мутуалистической ассоциации между бобовыми растениями и азотфиксирующими бактериями их корневых клубеньков нужен кобальт.

Зеленые растения получают минеральные ресурсы не все разом, а по отдельности. Каждый из элементов проникает в растение в виде ионов или в составе каких-либо молекул независимо от других элементов; каждый из них обладает своими особенностями, определяющими его поглощение почвой и его диффузию в ней и тем самым влияющими на его доступность растению еще до того, как на поверхности мембраны корневого волоска произойдет тот или иной селективный процесс поглощения.

Все зеленые растения нуждаются во всех «незаменимых» элементах, перечисленных на рис. 3.12, и поэтому возможность специализации различных растений по различным ресурсам (как это бывает у животных) отсутствует. Однако растения различных видов используют минеральные ресурсы в разных соотношениях. Ткани растений различных видов и различные части одного и того же растения подчас разительно отличаются по своему минеральному составу (рис. 3.13). Различия эти могут играть важную роль в приуроченности определенных растений к вполне определенным типам почв.

Многое из того, что утверждалось о воде как о ресурсе и о корнях как орудиях извлечения этого ресурса, в равной мере приложимо и к минеральным солям. Как и вода, минеральные ресурсы могут быть распределены в толще почвы неравномерно; сможет ли растение пробиться к этим ресурсам и воспользоваться ими — это, как правило, зависит отчасти от запрограммированной стратегии (от генотипических инструкций) развития корня, предопределяющей режим эксплуатации ресурса в самых общих чертах, а отчасти от способности корня реагировать на наличие ресурсов в непосредственно прилегающем к нему небольшом участке почвы. При поглощении минеральных ресурсов, как и при поглощении воды, *не только* корень растет навстречу ресурсу, *но* и ресурс продвигается к корню.

Рис. 3.13. *А*. Относительное содержание различных минеральных элементов в растениях четырех различных видов из Брукхейвенского леса (Нью-Йорк); данные относятся к растениям в целом. *Б*. Относительное содержание ряда минеральных элементов в различных тканях белого дуба (*Quercus alba*) из Брукхейвенского леса. (По данным Woodwell et al., 1975.)

Между минеральными веществами почвы и водой как ресурсами для роста растений существует не только значительное сходство, но и сильные взаимодействия. Корни не будут прорастать в участки почвы, не содержащие доступной для них воды, и биогенные элементы, содержащиеся в этих участках, обычно не используются. Растения, лишенные «незаменимых» минеральных элементов, растут хуже и могут оказаться не в состоянии достигнуть тех участков почвы, где содержится доступная для них вода. Такого же рода взаимодействия имеют место и между различными минеральными ресурсами. У растения, испытывающего азотное голодание, плохо растут корни, и ему, быть может, не удастся «подкормиться» в тех участках почвы, где содержатся усвояемые фосфаты, а то и азот.

Между поглощением из почвы воды и минеральных веществ существуют сильные взаимодействия, но по-настоящему жесткая *корреляция* между ними имеет место лишь при поглощении нитратов. Из всех основных элементов минерального питания растений азот в форме нитрат-ионов (NO_3^-) перемещается в почвенных растворах наиболее беспрепятственно; эти ионы переносятся к поверхности корня общим потоком воды через капилляры. Нитрат-ионы обычно поступают к корню отовсюду, откуда поступает и вода. Вода же быстрее всего поступает к корню в почве, насыщенной водой до (или почти до) значения полевой влагоемкости, а также в крупнопористой почве. Стало быть, именно в этих условиях наибольшей подвижностью будут обладать и нитраты. Зоны пониженной ресурсообеспеченности (ЗПР) по нитратам бывают при этом весьма обширными, а градиенты концентраций нитратов вокруг корней — небольшими. Большие размеры ЗПР повышают вероятность перекрывания ЗПР, порождаемых отдельными корнями. При этом может возникать конкуренция (даже между корнями одного и того же растения): в самом деле, истощение ресурса одним органом начинает сказываться на другом органе лишь тогда, когда они приступают к эксплуатации ресурсов, доступных обоим, т. е. когда их ЗПР перекрываются. Чем ниже содержание доступной воды в почве, тем медленнее перемещается она к корням и тем медленнее поступают к поверхности корня нитрат-ионы. ЗПР при этом становятся меньше, а степень их перекрывания снижается. Таким образом, если воды недостает, то снижается и вероятность того, что между корнями возникнет конкуренция за нитраты.

Значение концепции «зон пониженной ресурсообеспеченности» состоит не только в том, что она помогает представить, каким образом один организм влияет на ресурсы, доступные другому организму, но и в том, что она способствует пониманию того, как на поглощение этих ресурсов влияет план строения корневой системы. Если растение растет на такой почве, где

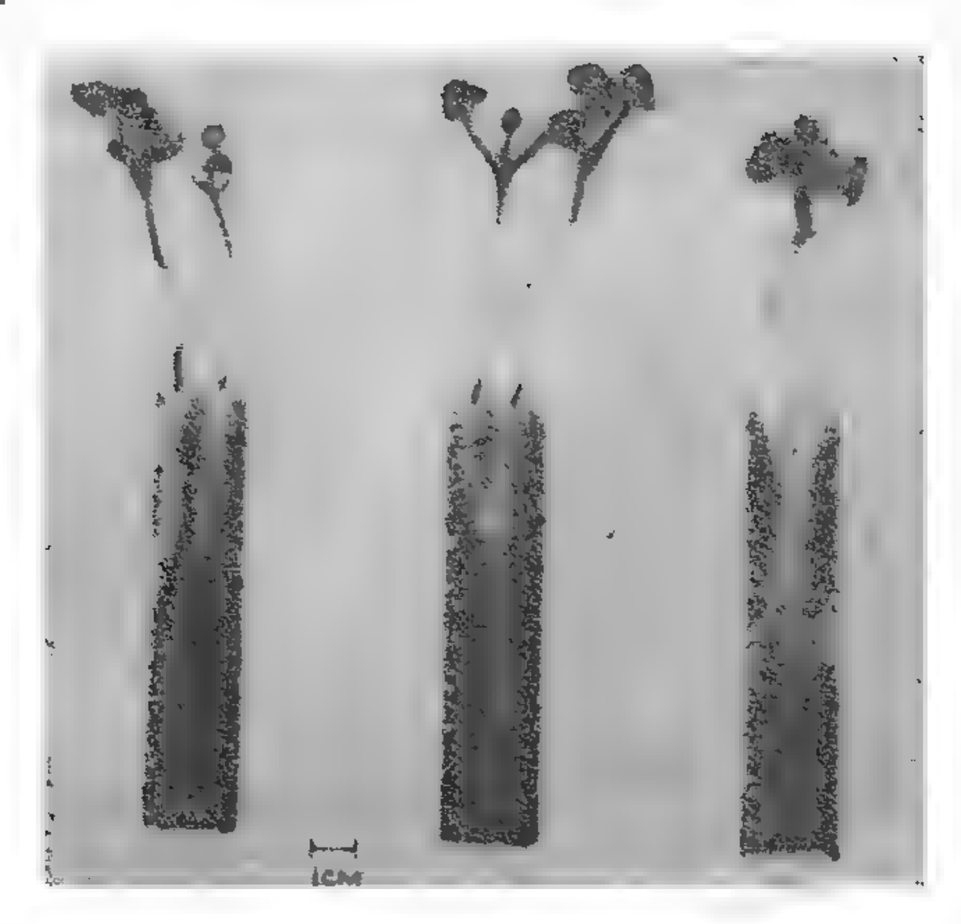


Фото 1. Радиоавтографические изображения почвы, на которой выращивались сеянцы горчицы. Почва была удобрена фосфатами, меченными радионуклидом ^{32}P; те зоны, в которых в результате жизнедеятельности корней концентрация фосфатов понизилась, отчетливо выделяются в виде светлых полос и пятен. (По Nye, Tinker, 1977.)

к поверхности корня беспрепятственно перемещается вода, то с водой обычно без труда перемещаются и легкорастворимые минеральные вещества. Наиболее эффективно поглощать их в таком случае будет охватывающая большой объем почвы, но не слишком разветвленная корневая система. Чем затруднительнее перемещение почвенной воды, тем меньше размеры зон пониженной ресурсообеспеченности и тем больший смысл приобретает не экстенсивное, а интенсивное зондирование почвы.

То, что корневая система имеет доступ к почвенному раствору минеральных веществ, еще не означает того, что все минеральные вещества доступны ей в равной мере. Минеральный состав почвенного раствора, движущегося через почвенные поры к поверхности корня, не вполне соответствует общему минеральному составу почвы. Происходит это оттого, что различные неорганические ионы удерживаются в почве различными силами. В плодородной обрабатываемой почве такие ионы, как ионы кальция, натрия и нитрат-ионы, порой поступают к поверхности корня быстрее, чем они накапливаются в растении. Концентрации же фосфатов и калия в почвенном растворе, напротив, часто оказываются намного ниже потребностей растения. Фосфаты

связываются несущими ионы кальция, алюминия и железа поверхностями почвенных коллоидов. Скорость, с которой фосфат-ионы переходят в почвенный раствор, зависит, следовательно, от а) скорости, с которой корень удаляет их из почвенного раствора, и б) скорости пополнения запаса растворенных фосфатов за счет высвобождения из коллоидов и диффузии. Основной фактор, определяющий размеры ЗПР по ионам, связываемым на поверхности почвенных частиц,— это скорость диффузии. В разбавленных растворах порядок величины коэффициентов диффузии неадсорбируемых анионов (таких, как нитрат-ионы) составляет 10^{-5} см^2·с$^{-1}$, а порядок величины коэффициентов диффузии таких катионов, как катионы кальция, магния, аммония и калия, равен 10^{-7} см^2·с$^{-1}$. Для сильно адсорбируемых анионов (таких, как фосфат-ионы) он составляет всего-навсего 10^{-9} см^2·с$^{-1}$.

ЗПР по ресурсам, подобным фосфатам (которые в основной своей массе не переносятся общим током воды через почву и коэффициенты диффузии которых низки), обычно невелики (фото 1); корни или корневые волоски используют общий запас ресурсов (т. е. конкурируют) лишь в том случае, если они расположены очень близко один от другого. Подсчитано, что более 90% фосфатов, поглощенных корневым волоском в течение четырех суток, происходят, как правило, из прилегающего к поверхности волоска слоя почвы толщиной 0,1 мм. Таким образом, два корня по истечении четырех суток воспользуются одним и тем же запасом фосфатов только в том случае, если они удалены один от другого менее чем на 0,2 мм. При недостатке фосфатов возможность их всасывания обычно резко повышается благодаря обильному ветвлению корня и в особенности благодаря его «продолжению» корневыми волосками и мицелием гриба, образующим микоризу. К поглощению других, более подвижных биогенных элементов все это отношения не имеет. Доступ к нитратам обычно в наибольшей степени облегчает мощная, широко разрастающаяся и слабо разветвленная корневая система, тогда как небольшая и сильно разветвленная корневая система чаще всего максимально облегчает доступ к фосфатам (Nye, Tinker, 1977). По этой причине растения с различными по форме и строению корневыми системами переносят различные концентрации минеральных ресурсов почвы, а также в различной степени истощают различные минеральные ресурсы. Все это может играть огромную роль в качестве фактора, способствующего сосуществованию в пределах одной и той же территории целого ряда различных растений (гл. 7 и 18).

Разделы настоящей главы, касающиеся водных и минеральных ресурсов почвы, написаны в предположении, что растения обладают корнями. На самом же деле у большинства растений корней нет — у них есть микориза. Микориза — это ассоциация

грибного мицелия и ткани корня, обладающая ресурсопоглотительными свойствами, резко отличающимися от аналогичных свойств, наблюдаемых в лабораторных опытах у «стерильных» корней. Свойства микоризы обсуждаются в главе, посвященной мутуализму (гл. 13).

3.3.4. Кислород как ресурс

Кислород является ресурсом и для животных, и для растений. Без него могут обходиться лишь очень немногие прокариоты. Растворимость и способность кислорода к диффузии в воде очень низки, и поэтому он становится лимитирующим фактором прежде всего в водной среде или в болоте. Растворимость кислорода в воде быстро снижается с повышением температуры. Когда в водной среде разлагается органическое вещество, кислород расходуется на дыхание микрофлоры; это так называемое «биохимическое потребление кислорода» может ограничивать разнообразие высших животных, которые в состоянии длительно существовать в той же воде. Высокие значения биохимического потребления кислорода особенно характерны для стоячих вод, в которых накапливаются органические загрязнители или листовой опад; при высоких температурах они еще более повышаются.

Из-за того, что кислород диффундирует в воде весьма медленно, водные животные вынуждены либо поддерживать над своими дыхательными поверхностями (например, жабрами у рыб) постоянный ток воды, либо иметь очень большую (по отношению к объему) поверхность тела (у многих водных ракообразных имеются большие перьевидные придатки — см. рис. 5.11), либо обладать особыми дыхательными пигментами и(или) способностью к медленному дыханию (как, например, личинки хирономид, живущие в стоячих обогащенных биогенными элементами водах), либо то и дело возвращаться на поверхность, чтобы сделать вдох (как, например, киты, дельфины, черепахи, тритоны).

Корни многих высших растений в подтопленную почву не прорастают; если же зеркало подпочвенных вод поднимается уже после того, как корни проникли в глубь почвы, то они отмирают. Явления эти могут отчасти представлять собой прямую реакцию на нехватку кислорода, а отчасти — реакцию на накопление некоторых газов (таких, например, как сероводород, метан и этилен), выделяемых в результате жизнедеятельности микроорганизмов, участвующих в процессах анаэробного разложения органических веществ. Даже если корни не отмирают при нехватке кислорода, они могут прекратить всасывание минеральных веществ и растения все равно будут страдать от минерального голодания.

Потребности корней растений в кислороде не полностью удовлетворяются за счет почвы. Часть кислорода диффундирует вниз, через корни, от побегов (Luxmoore et al., 1970). В некоторых случаях таким путем аэрируется даже прикорневой участок почвы и корни поддерживают на своих поверхностях комплекс аэробных организмов (Greenwood, 1969). Направленная вниз диффузия кислорода через корневую систему — это, по-видимому, явление вполне обыкновенное, особенно у тех растений, корни которых толсты или изобилуют пустотами (как, например, у риса).

3.4. Организмы как пищевой ресурс

3.4.1. Введение

Автотрофы и гетеротрофы. — Деструкторы, паразиты, органофаги и мерофаги. — «Универсалы» и «специалисты». — Сезонные изменения степени доступности ресурса.

Автотрофные организмы (зеленые растения и некоторые бактерии) ассимилируют неорганические ресурсы, образуя «упаковки» органических молекул (белков, углеводов и других). Эти органические вещества становятся ресурсами для гетеротрофов (организмов, нуждающихся в высокоэнергетических органических ресурсах) и принимают участие в цепи превращений, по ходу которой каждый предшествующий потребитель ресурса сам в свою очередь превращается в ресурс для следующего потребителя. Рассматривая любое из звеньев этой *пищевой цепи*, можно, как правило, выявить три пути, ведущие к вышестоящему трофическому уровню.

1) Первый путь — *деструкция*, при которой тела (или части тел) организмов отмирают и вместе с отходами жизнедеятельности и секреторными продуктами становятся пищевым ресурсом для «деструкторов» (бактерий, грибов и животных-детритофагов) — группы живых существ, которые не в состоянии использовать другие организмы, пока те еще живы.

2) Второй путь — *паразитизм*, при котором организм используется в качестве пищевого ресурса при жизни. Паразитом мы называем такого потребителя, который своего пищевого организма, как правило, не убивает и в течение всей своей жизни кормится только на одном или на очень немногих организмах-хозяевах. Примеры паразитов — ленточные черви, тли, высасывающие сок из флоэмы листьев дерева, и грибы — облигатные паразиты растений (такие, например, как ржавчинные грибы, не умерщвляющие клеток организма-хозяина, в которые они проникают).

3) Третий и последний путь — *органофагия (хищничество)*. Об органофагии говорят в тех случаях, когда пищевой организм (или его часть) поедается и при этом умерщвляется. Примеры взаимодействий типа органофагии — нападение гриба *Pythium* на проросток, потребление клеток фитопланктона дафнией, поедание желудя жуком или белкой (семеноядные животные обрывают жизни содержащихся в семенах зародышей), пожирание кролика пумой, поглощение криля китом и даже, пожалуй, увязание комара в ловчем листочке насекомоядного растения. *Мерофагию* можно считать разновидностью органофагии, при которой, однако, пищевой организм (добыча, жертва) не умерщвляется; отторгается лишь часть жертвы, а то, что остается, может эту отторгнутую часть регенерировать. Многие дефолиирующие гусеницы и травоядные млекопитающие потребляют листья, но редко едят почки, из которых может вырасти новый урожай листьев. В отличие от паразитов, но подобно большинству прочих органофагов, мерофаги («пастбищники») в течение своей жизни чаще всего питаются жертвами многих видов.

Эти три категории очерчены не очень отчетливо, и педанты могут поупражняться в их бесконечном подразделении. Есть, например, деструкторы (некоторые грибы, в частности *Botrytis* spp), умерщвляющие ткани хозяина перед проникновением в них; а есть и паразиты, непременно убивающие своих хозяев, например паразитоиды, подобные личинкам наездников-ихневмонид (из отряда перепончатокрылых), развивающимся внутри живого тела насекомого-хозяина, но по завершении развития оставляющим его мертвым. Тем не менее эта основополагающая система трех категорий небесполезна: она способствует систематизации разнообразных типов взаимодействий между ресурсом и его потребителем (консументом) и, что особенно важно, подчеркивает роль потребителя в решении вопроса о жизни и смерти пищевого организма. Естественно, что число мыслимых способов классификации консументов едва ли не бесконечно. Упоминания заслуживают еще два способа: по степени специализации питания консументов в природных условиях и по соотношению продолжительностей существования консумента и его ресурса.

Среди консументов встречаются «универсалы» (полифаги): они потребляют добычу самых разнообразных видов (впрочем, по степени «приемлемости» различные пищевые объекты часто неодинаковы и располагаются в определенном порядке). Бывает и так, что консумент специализируется на вполне определенных частях тела своих жертв, но жертвы при этом могут принадлежать к множеству различных видов. Такое явление наиболее обычно среди растительноядных животных: как мы увидим далее, разные части растений сильно различаются по своему составу. Например, многие птицы специализируются на питании семенами, но при этом редко ограничиваются семенами лишь вполне

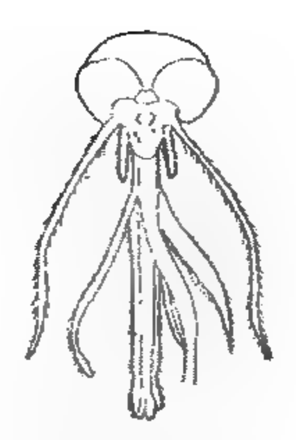
определенных растений; многие пастбищные животные специализируются на питании листьями, а корней, как правило, не трогают; а вот некоторые круглые черви (нематоды) и личинки некоторых жуков — специализированные ризофаги: они поедают корни различных растений, но не причиняют вреда листьям. Такие консументы имеются и среди зоофагов. Паразиты (скажем, печеночные двуустки) часто поражают вполне определенные органы и ткани, но вовсе не обязательно бывают строго приурочены к организму-хозяину одного определенного вида. Рыбы *Genychromis meuto* (из семейства цихлид) замечательны тем, что специализируются на питании чешуей других рыб. Наконец, консументы могут специализироваться на питании организмами одного-единственного вида или очень немногих близкородственных видов; таких потребителей называют монофагами. Примеры монофагов — гусеницы киноварной моли (поедающие листья, бутоны и самые молодые побеги растений рода *Senecio*), гусеницы минно-чехликовой моли (с. 148, 149) и личинки дубовых галлиц (с. 153, 154).

Чем у́же спектр потребляемых организмом пищевых ресурсов, тем теснее должна быть пространственная связь этого организма со скоплениями его ресурсов *или же* тем больше должны быть затраты времени и энергии на поиски необходимых ресурсов среди многих других. Специализация иногда закрепляется особыми структурами — прежде всего ротовыми частями, наделяющими их обладателей возможностью эффективно использовать ресурс. Стилет тли можно рассматривать как пример усовершенствованного продукта эволюции, предоставившего ей доступ к исключительно ценному пищевому ресурсу, или как пример все более и более углубляющейся специализации, в результате которой круг пищевых объектов тли оказался очерчен, сужен и жестко ограничен. На рис. 3.14 приведены некоторые другие примеры специализации ротовых частей насекомых и птиц.

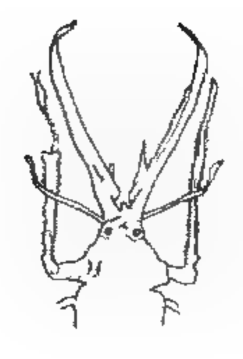
Наличие и доступность многих пищевых ресурсов зависят от времени года. Хорошим примером могут служить заросли дикой малины где-нибудь в лесу умеренного пояса. Зимой растения малины представляют собой скопление мелких сучьев, но весной на них во множестве появляются молодые, богатые белком почки и свежие листья. Зацветание влечет за собой кратковременное выделение нектара, а нектар — это совершенно новый ресурс, существующий, правда, лишь во время цветения. Со временем завязываются плоды, и плоды эти, созревающие и созревшие, представляют собой новый обильный кладезь ресурсов (рис. 3.15). Все эти сезонные образования могут являться надежными ресурсами *либо* для растительноядных эврифагов, которые в состоянии переключиться на другую пищу, когда «сезон малины» минует, *либо* для специалистов-монофагов, у которых весь пери-



Медоносная пчела *Apis mellifera*
(отряд перепончатокрылых)
Всасывает нектар через хоботок



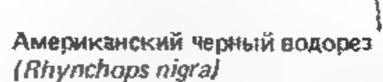
Комар *Culex*
(отряд двукрылых)
Ротовой аппарат колюще-сосущего типа



Chiasognathus grantii
(отряд жесткокрылых)
У самцов вырастают огромные мандибулы: их длина превосходит длину тела



Слепень *Tabanus atratus*
(отряд двукрылых)
Кровосос. Мандибулы и максиллы уплощены



Manduca quinquemaculata
(отряд чешуекрылых)
Бабочка, посещающая цветки. Хоботок обычно скручен в спираль, а расправляется и вытягивается только тогда, когда бабочка сосет нектар

Китоголов *(Balaenicops rex)*
Питается рыбой; использует свой огромный крючковатый клюв для извлечения из ила протоптерусов

Американский черный водорез *(Rhynchops nigra)*
Ножеподобная нижняя челюсть на лету рассекает воду; при столкновении с рыбой клюв немедленно захлопывается



Обыкновенный фламинго *(Phoenicapterus ruber)*
В клюве имеется приспособление для фильтрования, позволяющее фламинго кормиться крошечными водорослями



Ипатка *(Fratercula corniculata)*
Ловя рыбу, нескольких уже пойманных рыб держит в клюве



Сокол *(Falco)*
Клюв с зубцом на конце приспособлен для выщипывания перьев и нанесения рубленых ран

Рис. 3.14. Приспособления животных к свойствам потребляемых ими пищевых ресурсов прослеживаются по разнообразному устройству их ротовых частей. У изображенных на рисунке насекомых и птиц подобного рода приспособления выражены весьма отчетливо. (Рисунки из Daly et al., 1978; Richards, Davies, 1977; Snodgrass, 1944; а также из Британской энциклопедии.)

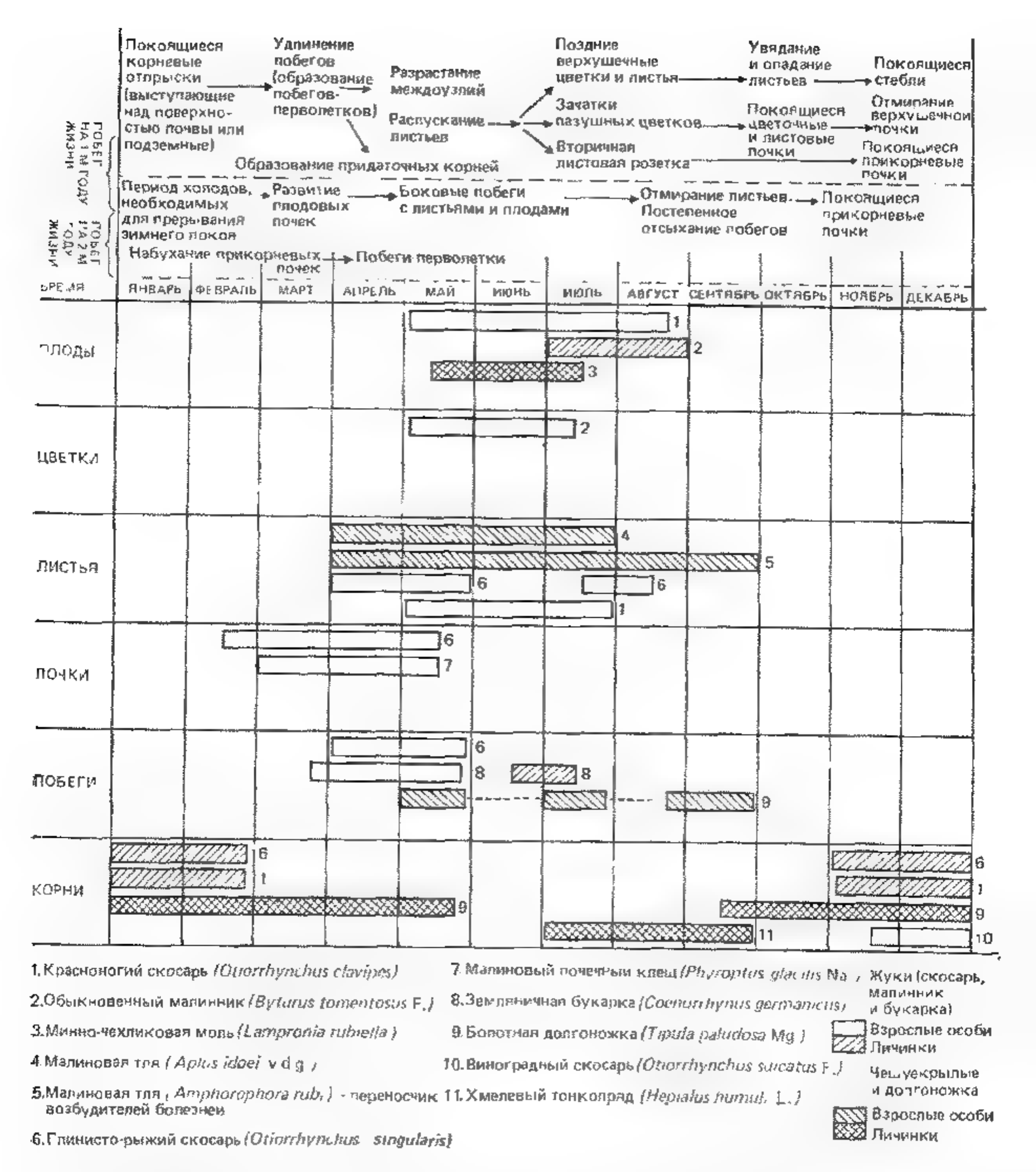


Рис. 3.15. Жизненные циклы и сроки протекания последовательных фаз развития растения обыкновенной малины (*Rubus idaeus*) и некоторых из животных, использующих его в качестве пищевого ресурса (по данным из целого ряда источников)

од активной жизни втиснут в соответствующий сезон и которые проводят всю остальную часть года в спячке, или диапаузе, не нуждаясь в пище. Птицы, поедающие плоды малины, потребляют их лишь в качестве сезонной добавки к своему рациону, который на протяжении годового цикла постоянно меняется; некоторые птицы слетаются на малину всего лишь как кочующие летние гости. Полная противоположность птицам — обыкновен-

ный малинник (*Byturus tomentosus*). Этот жук откладывает яйца в цветок, а развитие личинки завершается уже внутри созревающего плода. Куколка жука впадает в диапаузу и пребывает в ней вплоть до следующего цветения малины, наступающего через 10—11 месяцев. Личинка минно-чехликовой моли (*Lampronia rubiella*) живет дольше: у нее более долговечный ресурс — сердцевина одревесневших стеблей.

Приведенный пример показывает, как один и тот же ресурс (растение малины) может использоваться самыми разнообразными консументами; показывает он и то, как многие на первый взгляд не связанные друг с другом консументы могут тем не менее взаимодействовать через общий ресурс (см. гл. 7).

3.4.2. Питательная ценность растений и животных

Соотношение количеств углерода и азота в теле растений и животных. — Целлюлоза: лишь очень немногие организмы в состоянии ее усвоить. Даже если не принимать в расчет клеточных стенок, соотношение C : N в растительной массе остается весьма высоким. — Организмы, обладающие целлюлазами. — Растение — это комплекс тканей и органов, резко различающихся по составу и пищевой ценности. — У животных химический состав тканей и органов менее изменчив, чем у растений.

Тело зеленого растения как «упаковка» ресурсов очень сильно отличается от тела животного. Различия эти сильнейшим образом сказываются на потенциальной пищевой ценности этих ресурсов. Важнейшее отличие растений от животных состоит в том, что растительные клетки окружены клеточными стенками, состоящими из целлюлозы, лигнина и(или) других «стройматериалов». Именно из-за этих клеточных стенок в растительной массе столь высоко содержание волокон. Наличие клеточных стенок является также основной причиной высокого содержания в растительных тканях связанного углерода и высокого значения отношения содержания углерода к содержанию других биологически важных элементов. Например, соотношение C : N в растительных тканях колеблется в пределах от 20 : 1 до 40 : 1, а вот у бактерий, грибов, животных-детритофагов, растительноядных и плотоядных животных оно совсем иное: 8 : 1 или 10 : 1. Ткани животных, в отличие от растительных, не содержат ни структурных углеводов, ни волокнистых материалов, зато богаты жиром и особенно белком. Резкие различия между растениями и их консументами по составу тела отражены на рис. 3.16.

Как растительноядные животные, потребляющие живые растения, так и бактерии, грибы и детритофаги, потребляющие отмершие растения, используют пищевой ресурс, изобилующий углеродом, но бедный белком. Переход от растений к поедаю-

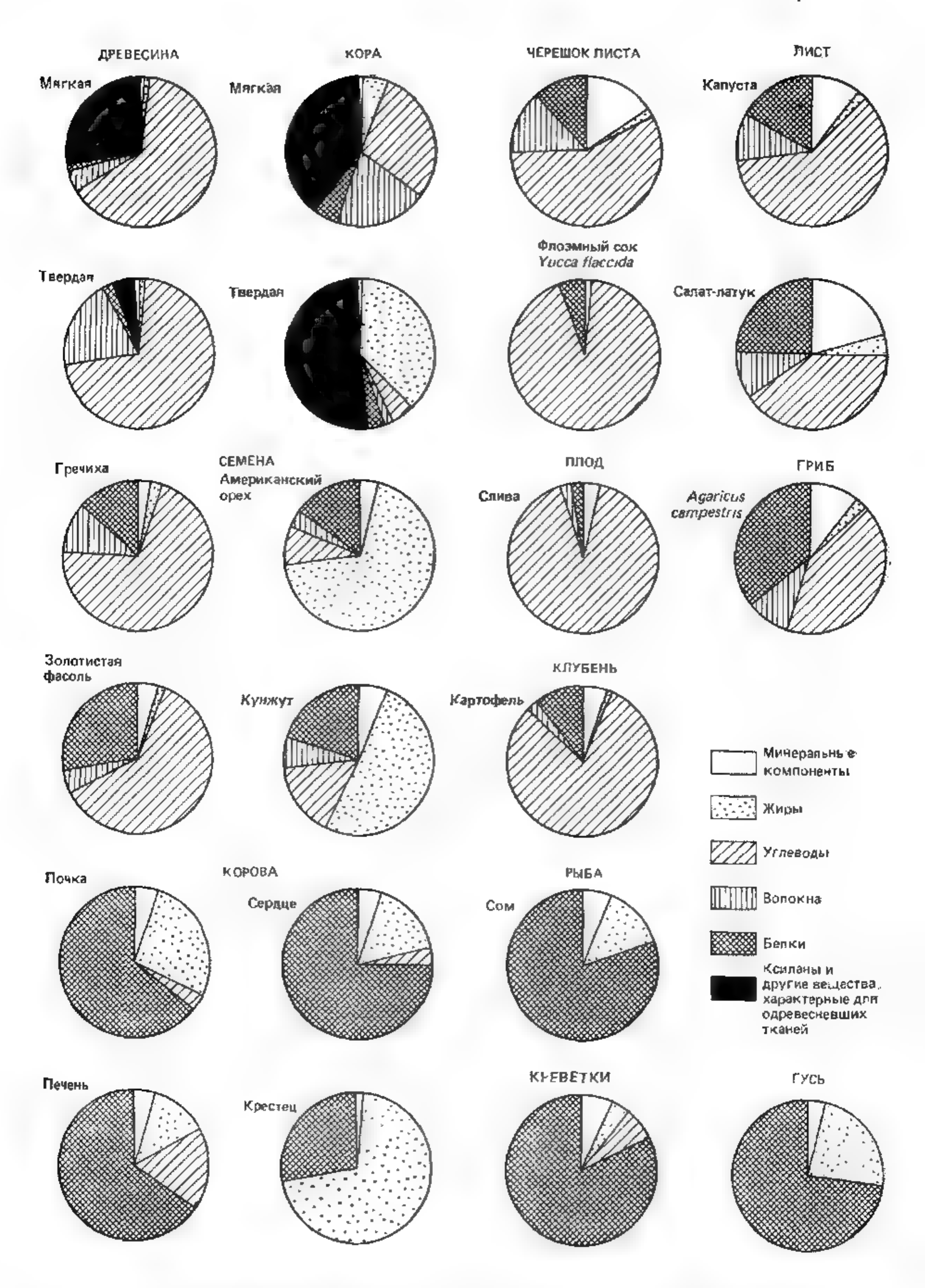


Рис. 3.16. Состав различных частей растений и тел животных, используемых другими организмами в качестве пищевых ресурсов (по данным из целого ряда источников)

щим их организмам связан с понижением соотношения C:N и предполагает массовое «сжигание» углерода, поэтому основные конечные продукты метаболизма и непереваренные остатки у растительноядных организмов — это соединения и материалы, богатые углеродом (CO_2 и волокна). А вот растительноядные животные и поедающие их хищники, напротив, обнаруживают замечательное сходство по химическому составу тела. Бóльшая часть энергетических потребностей плотоядных организмов удовлетворяется за счет содержащихся в их добыче белков и жиров, поэтому основные продукты выделения протоядных — это соединения азота.

Обилие связанного углерода в растительной массе означает, что она — потенциальный источник больших количеств энергии; бóльшая часть этой энергии, однако, фитофагам недоступна (по крайней мере прямо). Чтобы использовать энергетические ресурсы растений в полной мере, нужно обладать ферментами, способными расщеплять целлюлозу и лигнины. Целлюлазы есть у некоторых бактерий и у многих грибов; некоторые простейшие (например, *Vampyrella*) могут растворять целлюлозные клеточные стенки водорослей, проделывать в них ходы и добираться до содержимого. Богатый источник целлюлаз — слюнные железы улиток и слизней; полагают, что целлюлазами обладают и некоторые другие животные. И все же подавляющее большинство представителей как животного, так и растительного царства столь необходимых ферментов лишено. По этой причине ни растениям, ни фитофагам основной энергоноситель большинства растительных тканей в качестве непосредственного источника энергии недоступен. На все то, что живые существа могут делать, природа наложила множество ограничений. Одно из самых замечательных — неспособность большинства организмов обзавестись целлюлолитическими ферментами. Это поразительная загадка эволюции.

Рассматривая растения в качестве объектов питания, клеточные стенки можно исключить. Но даже в этом случае соотношение C:N в теле зеленого растения остается высоким по сравнению с другими организмами. Наглядный пример предоставляет способ питания тлей. Тли получают непосредственный доступ к содержимому клеток, вонзая свои стилеты в проводящую систему растения и высасывая сок, содержащий много растворимых сахаров, непосредственно из флоэмы (рис. 3.17). Тля использует лишь часть этого энергетического ресурса, а остальное выделяет в виде углевода меллибиозы, входящего в состав медвяной росы. С кишащего тлями дерева медвяная роса иной раз капает будто дождь. По-видимому, для большинства фитофагов и деструкторов тело растения представляет собой чрезмерно обильный источник энергии и углерода; лимитирующими скорее всего являются другие компоненты их рациона (например, азот).

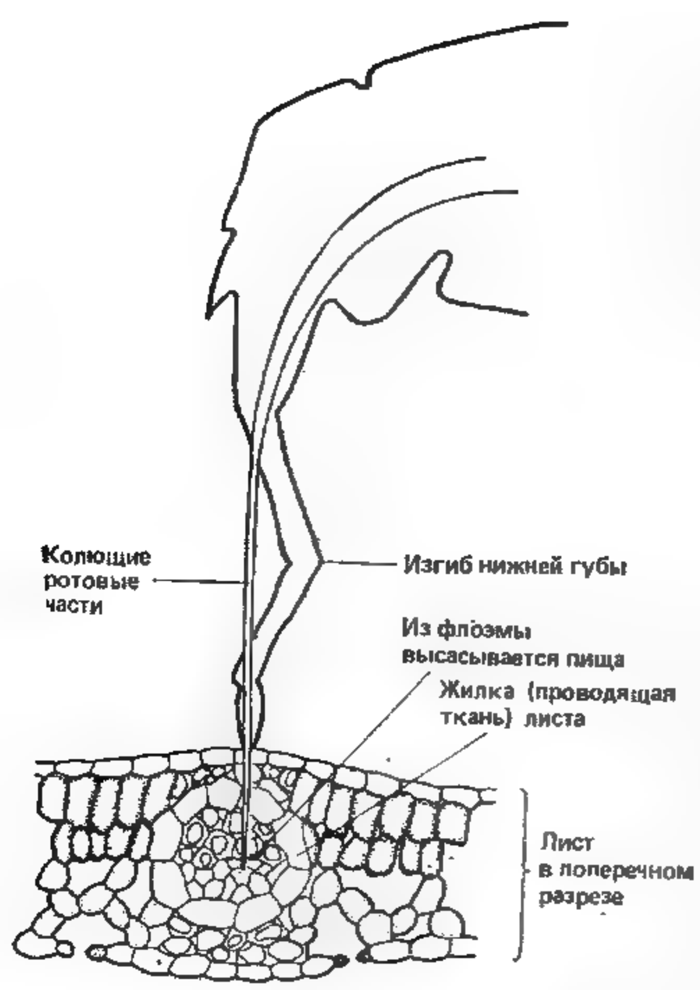


Рис. 3.17. Голова кормящейся тли. Виден хоботок (стилет), проникающий во флоэму листа

У большинства животных целлюлаз нет, поэтому материал клеточных стенок растений препятствует доступу пищеварительных ферментов к клеточному содержимому. Пережевывание пищи травоядными млекопитающими и перетирание ее в мускульных желудках птиц (например, гусей) — это совершенно необходимые операции, предшествующие пищеварению: они нарушают целостность клеток растительного корма. Плотоядное же животное, напротив, может без особого опасения заглотать свою добычу, не жуя ее.

Те организмы, которые обладают целлюлазами, получают доступ к такому пищевому ресурсу, за который они конкурируют исключительно между собой. Их жизнедеятельность вносит очень заметный и неожиданный вклад в повышение доступности пищевых ресурсов для других организмов. Вклад этот двоякого рода.

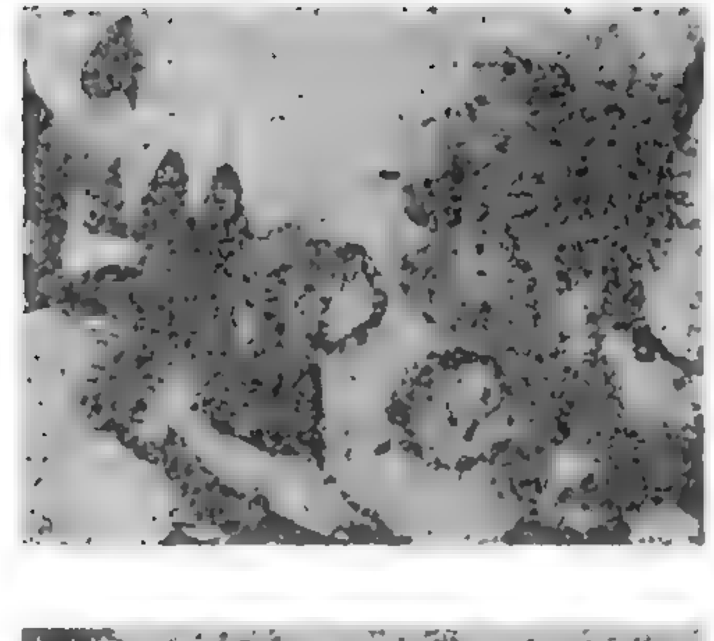
1) В пищеварительном тракте травоядного животного может сложиться миниатюрная экосистема, в которой доступ целлюлолитических бактерий к материалу клеточных стенок особенно облегчен. Рубец или слепая кишка теплокровных животных — это своего рода культуральная камера с регулируемой температурой, в которую непрерывно поступают заранее измельченные (частично) клеточные стенки. Камера эта подобна хемостату на биохимическом заводе. Микробные целлюлазы — ферменты по преимуществу поверхностные, и тесное соприкосновение бактерий с пережеванной пищевой массой ускоряет расщепление материала клеточных стенок. У жвачных животных часть побочных продуктов этой бактериальной ферментации всасывается организмом хозяина (см. гл. 13).

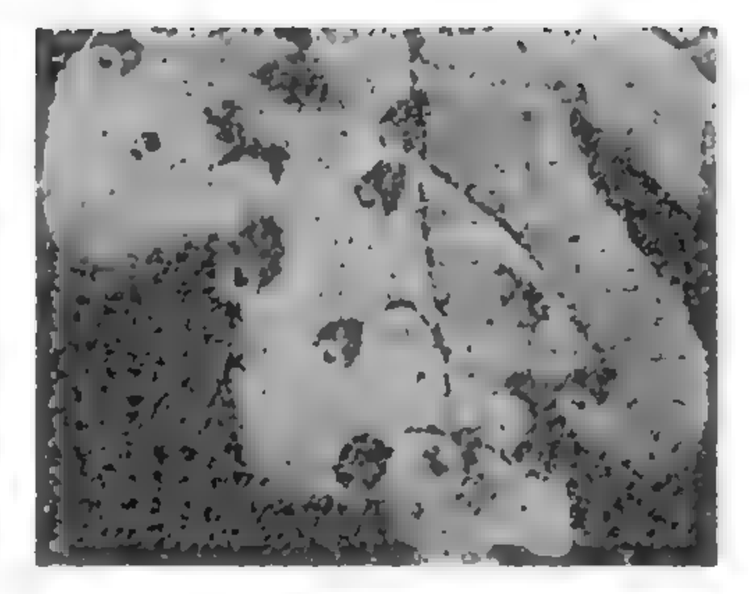
2) При разложении частей растения их масса, содержащая много углерода, преобразуется в микробные клетки, содержащие сравнительно мало углерода: рост и размножение микроорганизмов лимитируются не углеродом, а другими ресурсами.

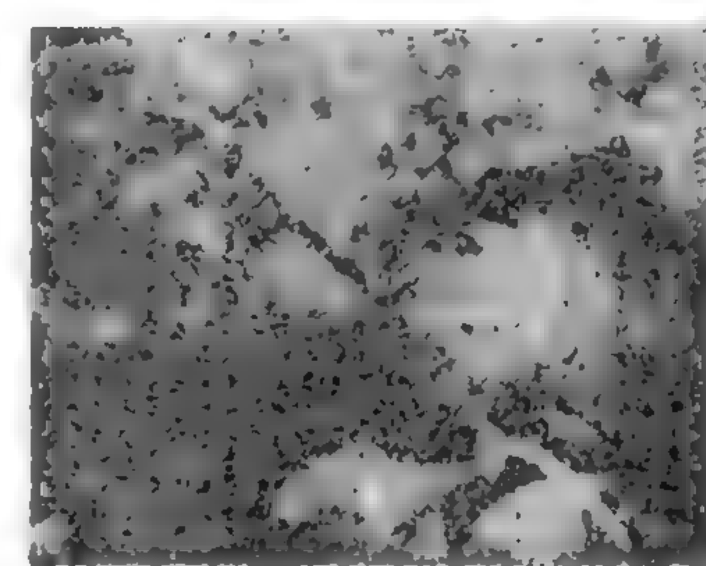
Размножаясь на гниющих растительных остатках, микробы извлекают из окружающей среды азот и другие минеральные ресурсы и включают их в состав своих собственных клеток. Поэтому, а также потому, что микробные клетки легче переварить и усвоить, животные-детритофаги, вообще говоря, предпочитают поедать растительный детрит, обильно заселенный микроорганизмами. Но вот «с точки зрения» живого растения жизнедеятельность микроорганизмов в прилегающих участках почвы, наоборот, может возыметь последствия неблагоприятные. Включение в микробные клетки минеральных веществ приводит к тому, что доступность этих веществ понижается, и высшие растения, растущие по соседству, могут пострадать от минерального голодания. Явление это можно наблюдать после запахивания в почву соломы: почвенный азот становится недоступен посевам, и у них появляются признаки азотного голодания.

Скопления растительных клеток объединяются в ткани (состоящие примерно из одинаковых клеток) и в органы (состоящие из совершенно разнородных клеточных скоплений). Концентрации азота и других элементов минерального питания наиболее высоки в точках роста, в пазушных почках и в семенах, а углеводов — в ситовидных трубках флоэмы и в запасающих органах, например в клубнях и некоторых семенах. Самые высокие концентрации целлюлозы и лигнина наблюдаются в старых и в отмерших тканях, например в древесине и в коре. Различные ткани и органы растений настолько неодинаковы по своей питательной ценности, что не приходится удивляться тому, что мелкие фитофаги — как правило, специалисты. Специализируются они не только на растениях определенных видов и групп, но и на совершенно определенных частях тела растений: меристемах, листьях, корнях, стеблях и т. д. Чем мельче фитофаг, тем меньше и масштаб неоднородностей, на которых он может специализироваться. Крайние примеры такой специализации можно обнаружить среди личинок дубовых галлиц: личинки одних видов специализируются на питании молодыми листьями, личинки других — на питании старыми листьями; личинки некоторых видов кормятся исключительно вегетативными почками, личинки других видов — исключительно мужскими цветками, а третьих — тканями корня (фото 2). Известные предпочтения обнаруживают даже самые неразборчивые едоки: они, как правило, по возможности избегают одревесневших стеблей и выбирают что-нибудь попитательнее.

Наиболее полноценные в питательном отношении части тела растений — это семена. Они представляют собой богатейший источник углеводов, жиров, белков и минеральных веществ и тем самым обеспечивают пищей самых разнообразных фитофагов. Одно-единственное семя может составить пожизненное пропитание для какого-нибудь жука-зерновки. В это семя (или на его







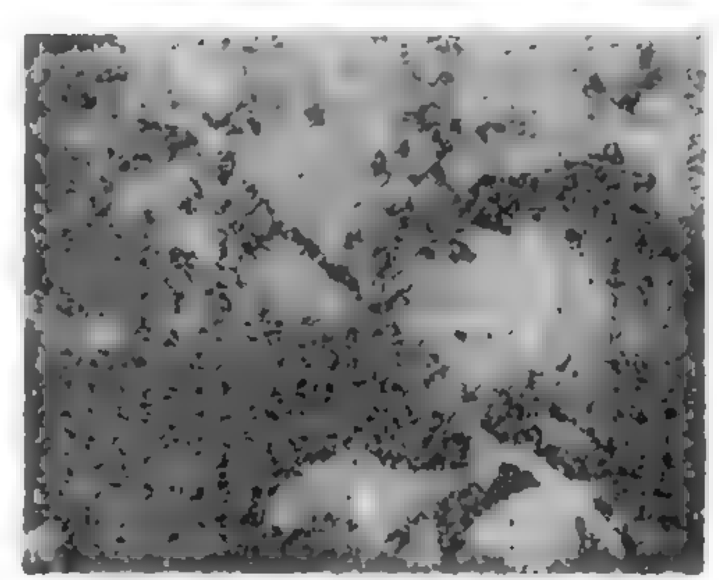


Фото 2. Пищевая специализация личинок орехотворок (отряд перепончатокрылых, сем. орехотворок). *А.* Желуди *Quercus carris* с галлами, образованными личинками *Callirhytis erythrocephalum.* *Б.* Галл на боковой почке дуба, образованный личинкой *Biorhisa pallida.* *В.* Дубовый лист с галлами, образованными личинками *Neuroterus numismalis* и *N. lenticulatus.* *Г.* Галлы на мужских соцветиях (сережках) дуба, образованные личинками *N. quercus-baccarum.* (Все фотографии предоставлены R. R. Askew.)



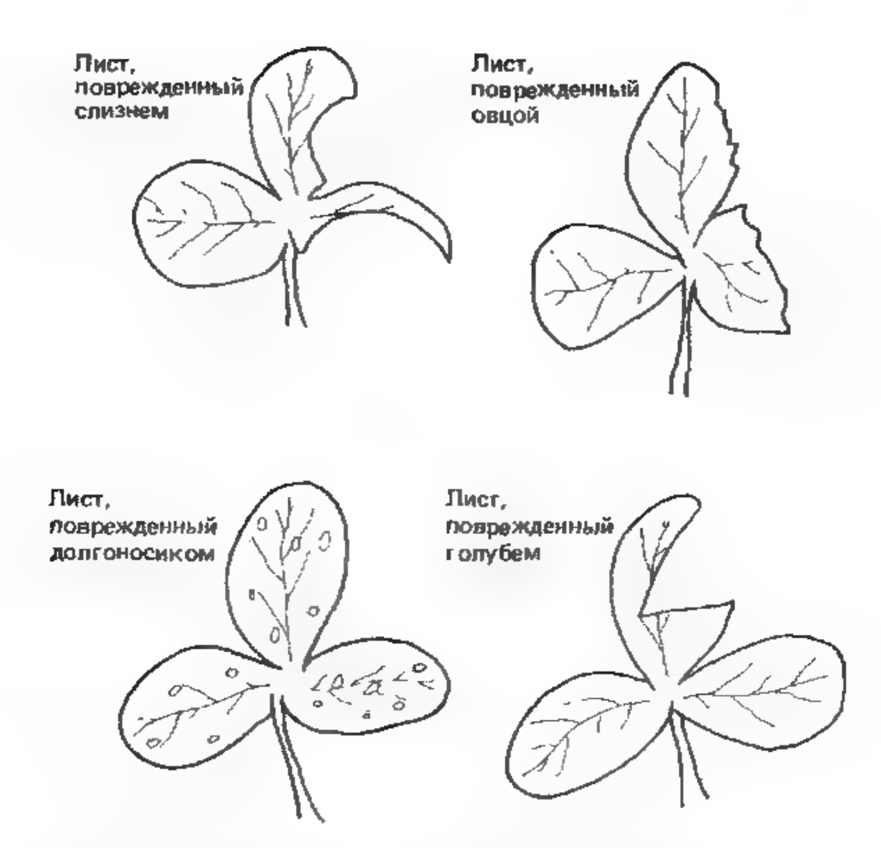


Рис. 3.18. Характерные погрызы, оставленные животными, которые питаются листьями клевера *Trifolium repens*. (Рисунок из Peters, 1980.)

поверхность) жук откладывает яйцо, и внутри того же самого семени личинка завершает развитие вплоть до окукливания. Может статься, однако, что то же самое зернышко составит лишь часть дневного пропитания птицы либо пополнит зимние запасы грызуна. То же самое можно сказать и о листе растущего на пастбище клевера: овце он и рта не наполнит, улитку или слизня будет, пожалуй, кормить целый день, а долгоносика, минирующую гусеницу или развивающегося на нем патогенного гриба — всю жизнь (рис. 3.18).

По ресурсам, которые они предлагают возможным потребителям, различные растения и различные их части иной раз очень сильно отличаются друг от друга, но вот состав тела различных фитофагов поразительно однообразен. Более того, по составу тела (в смысле содержания тех или иных элементов питания) травоядное животное мало отличается от плотоядного. Если дело только за тем, сколько в грамме корма содержится белка, углеводов, жиров, воды и минеральных солей, то выбор между гусеницами, треской, земляными червями, креветками и олениной очень и очень неширок. Пусть эти блюда по-разному оформлены, пусть они разнятся на вкус — но пища-то в них, по сути дела, одна и та же. Особых сложностей с пищеварением у плотоядных, стало быть, нет, да и по строению своего пищеварительного аппарата они различаются довольно мало; их заботит скорее то, как добычу отыскать, изловить, умертвить и съесть (см. гл. 8).

3.4.3. Пищевые ресурсы нередко бывают ограждены от их потребителей

Механическая защита: колючки и шипы. — Защитные оболочки сооружаются, по-видимому, из наиболее доступных материалов. — Различные части растения защищены по-разному и в различной степени. — Почки и семена: что лучше — распыление или защита? Химическая защита. — Средства химической защиты, которыми располагают животные, нередко добываются из поедаемых ими ядовитых растений. — «Тебе — мило, а по мне — гнило». — Внешнее строение и окраска тела как средства защиты: криптизм, предупреждающая окраска, бейтсовская мимикрия, оборонительное поведение.

До сих пор мы обсуждали достоинства тех или иных пищевых ресурсов лишь с точки зрения их питательных свойств; эти свойства, разумеется, имеют для потенциального потребителя огромное значение. Однако вступят ли данный потребитель и данный ресурс во взаимодействие, зависит не только от питательных свойств ресурса. Существенную роль играет еще и то, насколько этот ресурс защищен. Выделение потенциальной жертвой части своих ресурсов на нужды обороны не только снижает их долю, которая может быть направлена на размножение, но и изменяет питательные свойства жертвы: «средства защиты» порой оказывают сильнейшее влияние на потенциальную пищевую ценность объекта питания (Edmunds, 1974).

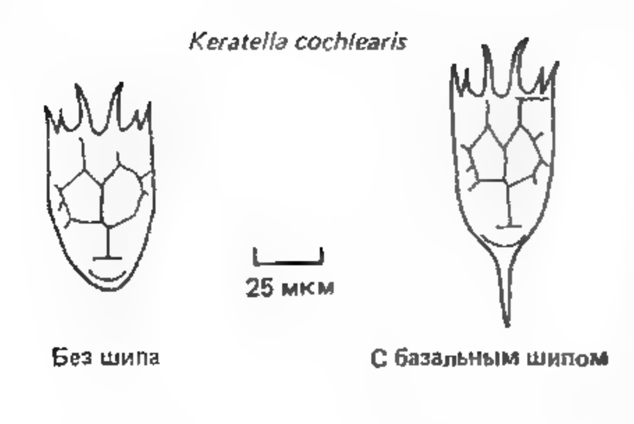
Любой организм в принципе может быть кем-то съеден; при этом любой организм «заинтересован» в том, чтобы остаться в живых, поскольку в таком случае он скорее всего оставит больше потомков, т. е. приобретет бо́льшую приспособленность (в эволюционном смысле). Неудивительно, таким образом, что живые существа обзавелись физическими, химическими, морфологическими и(или) поведенческими средствами защиты от нападения и поедания. Назначение этих средств защиты — понизить вероятность встречи с пожирателем и(или) повысить вероятность выживания, коль скоро такая встреча произойдет. На этом, однако, взаимодействие между добычей и потребителем вовсе не обязательно прекращается. Объект питания, повысивший свою защищенность, и сам оказывает селективное давление на организмы, его потребляющие. Те из них, которые в состоянии наилучшим образом преодолеть воздвигаемую против них защиту, обыкновенно оставляют более многочисленное потомство, а передающиеся по наследству свойства со временем распространятся на всю популяцию. Эту ситуацию можно представить себе как непрерывное и продолжительное эволюционное взаимодействие, подобное тому, что имеет место между двумя противоборствующими армиями, когда одна из них разрабатывает все новые и новые средства нападения, а другая — все

новые и новые средства защиты. В подобных случаях действует обоюдное эволюционное давление, ставящее эволюцию каждого из взаимодействующих таксонов в частичную зависимость от эволюции другого. Взаимодействие такого типа называют коэволюцией (сопряженной эволюцией). Идея сопряженной эволюции весьма заманчива; следует, однако, заметить, что роль ее еще далеко не выяснена. В самом ли деле коэволюция представляет собой широко распространенный и немаловажный эволюционный фактор — предстоит еще установить.

Пора заметить, что ресурсы зеленых растений (и вообще всех автотрофов) не увеличиваются, не воспроизводятся и не развиваются. Атомы, за исключением радиоактивных, неизменны. Растениям не приходится «беспокоиться» о преодолении «обороны», созданной ресурсами, и о сопряженной эволюции потребителя и ресурса в этом случае не может быть и речи. Невозможна также сопряженная эволюция деструкторов и их разлагающейся пищи. И все же бактериям, грибам и животным, питающимся трупами или детритом, частенько приходится преодолевать остатки физической и в особенности химической защиты, существовавшей у их кормовых объектов при жизни. При этом между автотрофами или между деструкторами, конкурирующими за эти ресурсы, могут возникать сильные взаимодействия (гл. 6 и 7).

Колючих листьев падуба личинки дубового коконопряда не поедают, но стоит колючки удалить — и листья охотно поедаются. Не приходится сомневаться, что исход опыта был бы точно таким же, если бы на место коконопряда и листьев поставили другого потребителя и другой корм: например, окуня и колюшку, у которой удалены иглы, или лисицу и ежа (также с удаленными иглами). Колючки и шипы могут служить эффективным средством отпугивания.

Для многих мелких зоопланктонных беспозвоночных, живущих в толще озерной воды (в их числе — коловраток и дафний), характерна удивительная изменчивость по таким признакам, как наличие или размеры шипов, гребней и прочих наружных придатков (рис. 3.19). Как выяснилось, придатки эти понижают уязвимость планктонных животных по отношению к хищникам. Может показаться странным, что хищник в состоянии вызвать появление всех этих механических защитных приспособлений одним лишь своим присутствием, но у многих планктонных животных дело обстоит именно так. Если, например, коловратку *Keratella cochlearis* вырастить в среде, в которой до нее содержались хищные коловратки *Asplanchna priodonta*, то степень развития шипов у потомства, вышедшего из партеногенетических яиц *K. cochlearis*, будет резко повышена (Stemberger, Gilbert, 1984). Точно так же развитию головного гребня у дафнии *Daphnia pulex* способствует присутствие хищных личи-



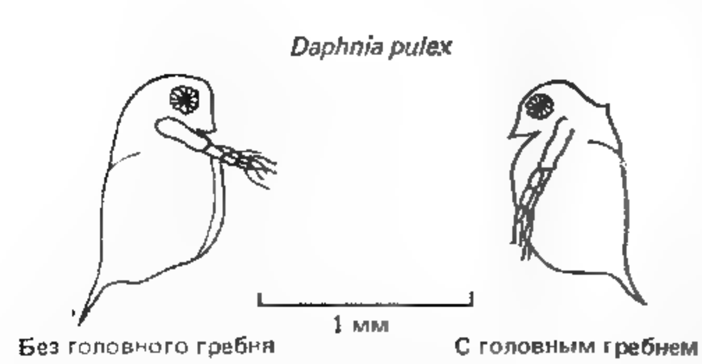


Рис. 3.19. Зоопланктонные беспозвоночные, снабженные механическими защитными приспособлениями, которые могут возникать в результате присутствия хищников, и таких приспособлений лишенные. *Вверху*: коловратки *Keratella cochlearis* с базальным шипом и без него; *внизу*: неполовозрелые самки ветвистоусого ракообразного *Daphnia pulex* с головным гребнем и без гребня

нок камаров *Chaoborus* (Krueger, Dodson, 1981).

Поверхность многих растений бывает покрыта эпидермальными волосками (трихомами). У некоторых растений трихомы образуют толстую вторичную оболочку и превращаются в прочные крючья или колючки. В крючьях насекомое может застрять, а колючка может его проткнуть. Нижняя поверхность листьев фасоли *Phaseolus vulgaris* снабжена крючьевидными трихомами длиной 0,06—0,11 мм, которые могут проколоть нимф и взрослых особей картофельной цикадки (*Empoasca fabae*). Пойманные насекомые прекращают питание, и многие из них погибают от обезвоживания или от голода (фото 3). Подобным же образом трихомы, покрывающие листья *Passiflora*, служат надежной защитой от большинства гусениц. Впрочем, по крайней мере одно насекомое эту защиту успешно преодолевает: гусеницы *Mechanitis isthmia* совместными усилиями сооружают подвешенную под листом паутину и объедают его незащищенные края (Rathcke, Poole, 1975).

Организм может обладать множеством особенностей строения или образа жизни, повышающих энергетические затраты его потребителя на поиск своей добычи и на расправу с ней. Любая из таких особенностей, приводящая к тому, что потребителю достается меньше пищи, представляет собой средство защиты. Толстая скорлупа ореха или волокнистая шишка, в которой упрятаны семена сосны, увеличивают время, затрачиваемое тем или иным животным на извлечение единицы «настоящей пищи». В результате число поедаемых орехов или сосновых семян понижается. Зеленое растение совсем не расходует сил на избегание фитофагов и может, следовательно, вложить сравнительно много энергии в возведение энергонасыщенных оборонительных сооружений. Кроме того, почти все зеленые растения, как уже указывалось, с некоторым избытком обеспечены энергией, со-



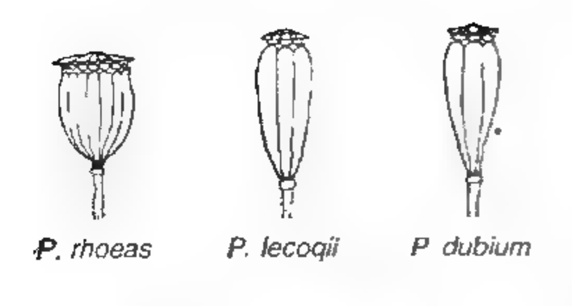
Фото 3. Нимфа картофельной цикадки (*Empoasca fabae*), запутавшаяся в трихомах обыкновенной фасоли (*Phaseolus vulgaris*). (По Pillemer, Tingey, 1976.)

держащейся в целлюлозе и в лигнине. Образование вокруг семян чешуй и скорлупок (а на стеблях — одревесневших шипов) может, следовательно, обходиться весьма недорого — если, конечно, все эти защитные образования содержат сравнительно немного белка (или иных лимитирующих компонентов питания), а то, что защищается, суть подлинная ценность — зародыши и меристемы, содержащие столь дефицитные N, P, K и т. д.

У животного, питающегося мидиями, сложности примерно такие же, что и у животного, питающегося грецкими орехами. Взрослые мидии неподвижны, но у них имеются раковины, для раскрывания которых требуется время; от некоторых же хищников раковина защищает мидию полностью. Даже медленно передвигающаяся улитка наделена почти такими же свойствами. Мидию может схватить ворона и, взлетев с ней в воздух, бросить на камни, чтобы расколоть раковину; улитку может расклевать на камне дрозд; орех может разгрызть белка — во всех этих случаях защитная оболочка заставляет потребителя понапрасну растрачивать время и энергию.

Джензен (Janzen, 1981) указывал, что предкам нашим в течение последних пяти миллионов лет было, по-видимому, известно то, что содержимое наиболее прочных «биотических контейнеров» зачастую никак иначе не защищено. Как правило, единственные семена, которые можно съесть без опасений — те, что заключены в толстые и твердые оболочки. Короче говоря, неприступная крепость в состоянии заменить другие средства защиты — такие, например, как отравляющие вещества или быстрые ноги.

Как и следовало ожидать, чем больший вклад вносит та или иная часть организма в его приспособленность, тем более надеж-



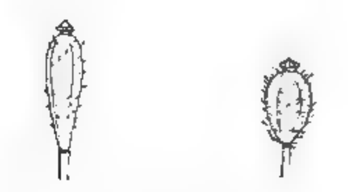


Рис. 3.20. Коробочки маков (*Papaver* spp.) различных видов. У диких маков с гладкими коробочками поры на коробочках большие, и семена из них высыпаются быстро. Коробочки, защищенные покрывающими их колючими шипиками, принадлежат тем макам, у которых поры на коробочках мелкие; семена из таких пор высыпаются медленно.

но она обычно бывает защищена. В растениях концентрация пищевых ресурсов наиболее высока в точках роста (в меристемах корней и побегов) и в семенах. С меристемами связаны перспективы роста, а с семенами — перспективы оставления потомства, Именно в них сосредоточены самые дефицитные ресурсы, и именно их защита от фитофагов скорее всего поможет повысить численность потомства данного растения. Меристемы побегов обычно предохраняются от мелких фитофагов (т. е. фитофагов, размер тела которых того же порядка, что и размер самих почек) с помощью покрытых кутикулой или одревесневших (лигнифицированных) чешуй. Перед крупными же потребителями, например птицами, такая защита устоит едва ли: так, например, снегири, собираясь весной на плодовых деревьях, склевывают развивающиеся бутоны. Если почки находятся на массивном одревесневшем стебле или на крупной ветке, то это тоже может уберечь их от поедания крупными фитофагами; защитой в этом случае могут служить еще и морфологически тесно связанные с самими почками шипы.

Наибольшей опасности быть съеденными семена подвергаются тогда, когда они только что созрели и, находясь в шишке или в завязи, все еще прикреплены к родительскому растению. Семена, сосредоточенные во время созревания в семенной коробочке, могут стать роскошным угощением; однако это угощение буквально превращается в прах, стоит лишь коробочке раскрыться, а семенам — высыпаться. Обстоятельство это выступает весьма наглядно при сравнении культурного мака (мака снотворного) и растущих на кукурузных полях сорных маков (рис. 3.20). Когда семенные коробочки маков-дикарей раскачиваются на ветру, их семена высыпаются через многочисленные поры, пронизывающие крышечки этих коробочек. У двух диких маков, *Papaver rhoeas* и *P. dubium*, поры эти открываются по созревании семян немедленно, и к следующему дню коробочки часто бывают пусты. У двух других маков, *P. argemone* и *P. hybridum*, семена велики по сравнению с порами и рассеиваются долго — всю осень и всю зиму. Коробочки этих маков усеяны колючками. Время от времени попадаются формы *P. argemone*

с гладкими коробочками — вот они-то и страдают от птичьих налетов. Создается впечатление, что колючки возникли в процессе естественного отбора именно потому, что они предохраняют семенные коробочки от поедания птицами.

А вот культурный мак *Papaver somniferum* в отличие от дикорастущих селекционировался человеком с таким расчетом, чтобы его семена вообще не рассеивались — поры на его коробочках не раскрываются. Из-за этого птицы причиняют посевам этого мака немалый вред, вскрывая коробочки, набитые жирным, высокобелковым лакомством. Понятно, что человек всегда селекционировал бóльшую часть введенных им в культуру растений так, чтобы они не рассеивали семена, а удерживали их. В самом деле, едва ли имело бы смысл собирать семена пшеницы или риса уже после того, как они просыпались на землю! Одним из последствий такой селекции стало то, что семена большинства сельскохозяйственных растений представляют для семеноядных птиц удобные неподвижные мишени. Дикие предки этих растений, рассеивавшие свои семена после их созревания, рисковали куда меньше.

Итак, различные организмы демонстрируют внушительный арсенал самых разнообразных средств физической защиты, однако существует еще и арсенал химической защиты. Растительное царство изобилует веществами, которые в «нормальных» биохимических превращениях, по-видимому, не участвуют. Эти «вторичные» метаболиты очень разнообразны: от простых химических соединений вроде щавелевой и синильной кислот до гораздо более сложных гликозидов, алкалоидов, терпеноидов, сапонинов, флавоноидов и таннинов (Futuyma, 1983).

Веществам этим принято приписывать оборонительную роль (Schildknecht, 1971). К огульным заключениям такого рода надлежит, конечно, относиться с осторожностью, но все же в некоторых случаях оборонительное значение таких веществ доказано безоговорочно. Популяции клевера *Trifolium repens*, как правило, полиморфны по способности выделять синильную кислоту при нарушении целостности тканей. Эта способность определяется двумя парами аллелей: одна из них определяет либо наличие, либо отсутствие гликозида линамарина, а другая — фермента β-глюкозидазы; при повреждении тканей (например, при пережевывании) происходит ферментативная реакция (при участии β-глюкозидазы), в результате которой от линамарина отщепляется цианистый водород. Растения, лишенные либо гликозида, либо фермента (либо и того и другого), поедаются улитками и слизнями. Однако листья цианогенных растений они лишь «пробуют» («надкусывают»), но не едят (табл. 3.2).

В первом приближении «вредные» вещества растений распадаются на два типа: вещества токсичные («качественные»), ядовитые даже в малых дозах, и вещества, препятствующие пище-

Таблица 3.2. Объедание слизнями (*Agriolimax reticulatus*) цианогенных (*AcLi*) и нецианогенных (*acli*) растений клевера *Trifolium repens*. Два растения (по одному с каждым из генотипов) содержались в пластиковых контейнерах; слизни беспрепятственно кормились на них семь ночей подряд. Цифры показывают число листьев, в различной степени пострадавших от слизней. (+) и (—) означают соответственно «больше» или «меньше», чем ожидалось в данном разряде, исходя из случайного распределения. Отличие от случайного распределения достоверно на уровне значимости $P<0{,}001$. (По Dirzo, Harper, 1982.)

	Состояние листьев после «выпаса» слизней			
	не повреждены	слегка повреждены	съедено менее половины листа	съедено более половины листа
Цианогенные растения (*Ac Li*)	160(+)	22(+)	38(—)	9(—)
Нецианогенные растения (*ac li*)	87(—)	7(—)	50(+)	65(+)

варению («количественные»), сила действия которых прямо пропорциональна их концентрации. Ко второму типу принадлежат, например, таннины. Таннины химически связываются с белками и делают содержащие их ткани (например, ткани зрелых дубовых листьев) сравнительно трудно перевариваемыми. С повышением концентрации таннина в пище рост гусениц зимней пяденицы (*Operophtera brumata*) замедляется (Feeny, 1968).

Короткоживущие эфемерные («неявные», «скрытные») растения в какой-то мере защищены от фитофагов уже потому, что их появление непредсказуемо во времени и в пространстве. Высказывалось мнение, что в выработке средств защиты они нуждаются меньше, чем растения «предсказуемые», долгоживущие (Rhoades, Cates, 1976). Кроме того, эфемерные растения должны якобы обладать «качественными» средствами химической защиты, предохраняющими лишь от случайных потребителей-эврифагов, тогда как «предсказуемым» долгоживущим («явным») растениям нужны якобы «количественные» средства защиты, более или менее эффективные против любых потребителей и в меньшей степени подверженные риску утраты эффективности в результате сопряженной эволюции потребителя-монофага (Feeny, 1976). Многие растения вырабатывают не один «вторичный» метаболит; весьма вероятно также, что у некоторых растений относительная роль «качественных» и «количественных» средств химической защиты изменяется по ходу вегетационного сезона. Например, молодые листья папоротника-орляка (*Pteridium aquilinum*), пробивающиеся весной из-под почвы, не так «бросаются в глаза» потенциальным фитофагам, как та роскошная листва, которой папоротник обзаводится к концу лета. Примечательно, что молодые листья богаты цианогенны-

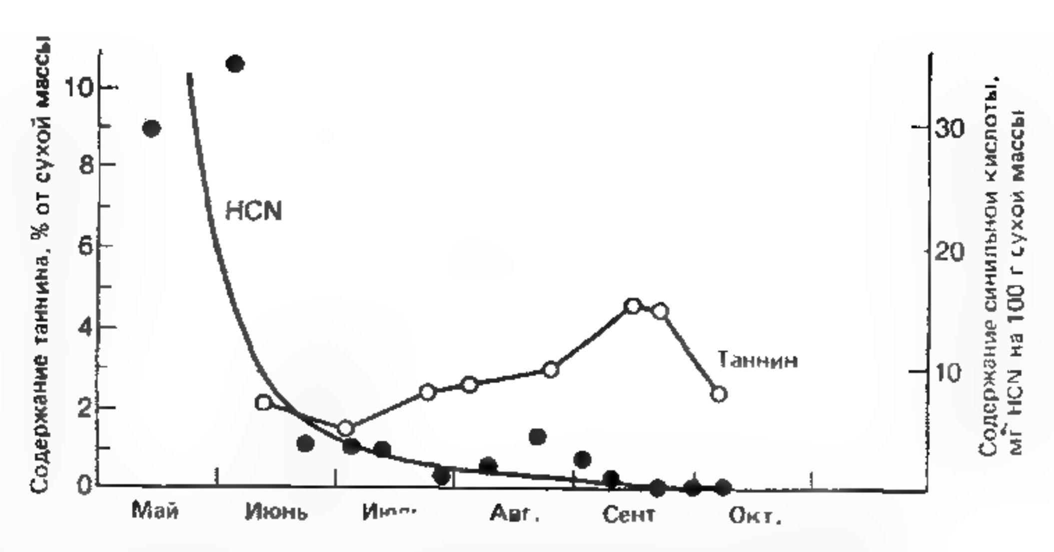


Рис. 3.21. Сезонные изменения содержания синильной кислоты и таннина в папоротнике-орляке (*Pteridium aquilinum*). (По Rhoades, Cates, 1976.)

ми глюкозидами, а содержание таннина, постепенно нарастая, достигает максимума в зрелых листьях (рис. 3.21).

Коль скоро речь заходит о самообороне, то у животных выбор шире, чем у растений. И все же некоторые животные прибегают к химической защите. Например, у некоторых морских брюхоногих моллюсков (включая каури) иногда наблюдается «оборонительная» секреция серной кислоты с pH 1—2. Органы, вырабатывающие серную кислоту, это, по всей видимости, видоизмененные слизистые железы, первоначально секретировавшие слизь, служившую для смазки. В брюшке жука-бомбардира (*Brachinus crepitans*) имеется резервуар, наполненный гидрохиноном и перекисью водорода (рис. 3.22). Когда жуку угро-

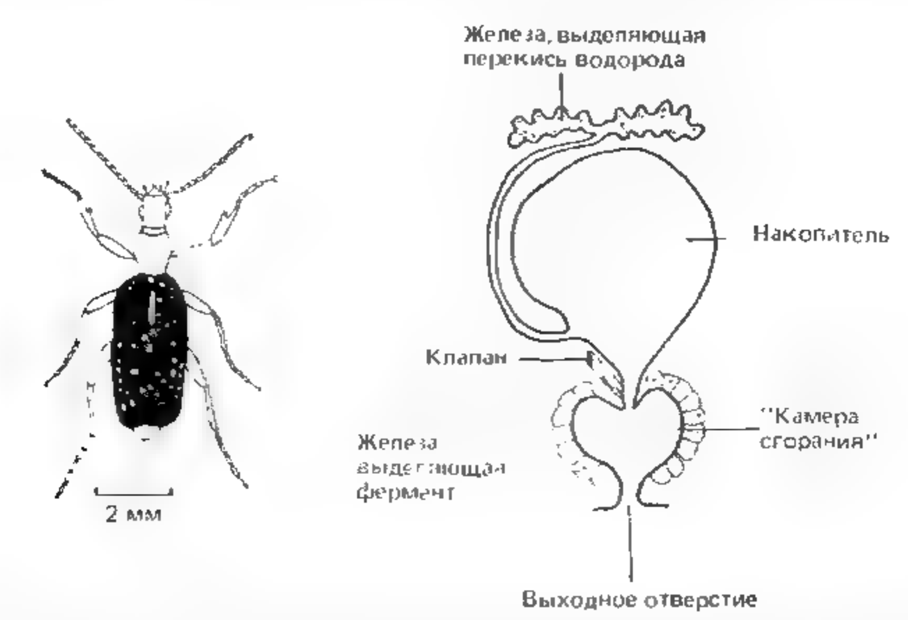


Рис. 3.22. Жук-бомбардир (*Brachinus crepitans*) и его оборонительный аппарат, открывающийся наружу недалеко от анального отверстия. Вещества, поступающие в «камеру сгорания», смешиваются и реагируют между собой; в результате реакции образуется хинон, который выбрасывается из отверстия и разбрызгивается. (В основу изображения железы положен рисунок из Eisner, Meinwald, 1966.)

жает опасность, эти вещества выталкиваются в «камеру сгорания», где смешиваются с ферментом пероксидазой; в присутствии этого фермента перекись водорода окисляет гидрохинон, превращающийся в ядовитый хинон. Все это сопровождается выделением газообразного кислорода, который толчком выбрасывает жидкость из камеры и разбрызгивает ее.

Другие животные, которым содержащиеся в поедаемых ими растениях яды не причиняют особого вреда, порой оказываются в состоянии эти растительные яды накапливать, хранить и употреблять в целях самозащиты. Классический пример — бабочка данаида, гусеницы которой кормятся на различных ваточниках (*Asclepias* spp.). В ваточниках содержатся «вторичные» метаболиты сердечные гликозиды, влияющие на сокращение сердца позвоночных животных и для млекопитающих и птиц ядовитые. Гусеницы данаиды накапливают и хранят эти вещества в своем теле, откуда они переходят к взрослым особям (имаго), которые становятся совершенно несъедобными для птиц. Например, неопытная голубая сойка (данаид раньше не пробовавшая), заглотив одну бабочку, испытывает приступ жестокой рвоты, и после этого отказывается от поедания всех прочих данаид. Данаиды же, выращенные на капусте (либо на одном из немногих ваточников, не содержащих гликозидов), напротив, вполне съедобны (Brower, Corvinó, 1967).

Химические средства защищают растения от различных потребителей в различной степени, а от иных не защищают вовсе. В самом деле, то, что для одних животных несъедобно, для других может быть изысканным лакомством, а то и единственной пищей: многие фитофаги, особенно насекомые, специализируются на растениях одного или нескольких видов — тех самых, чью химическую защиту они одолели. Важный шаг на пути эволюционного взаимодействия между растениями и фитофагами — это возникновение устойчивости к химическим средствам защиты растения, а затем даже влечения к ним и способности употреблять в пищу и само ядовитое вещество, и вырабатывающее его растение. К примеру, готовые отложить яйца самки весенней капустной мухи (*Delia brassicae*) обнаруживают стремление вернуться на капустную грядку с расстояния до 15 м (с подветренной стороны грядки) (рис. 3.23). Привлекает их, по-видимому, запах продуктов гидролиза глюкозинолатов (для многих других животных ядовитых).

Животное иногда в состоянии снизить вероятность обнаружения его хищником: оно может быть окрашено под цвет фона, может нести на себе рисунок или узор, скрадывающий очертания его тела, или напоминать какой-нибудь часто встречающийся в местах его обитания несъедобный предмет. Самые простые, незамысловатые и явные примеры этого явления (именуемого криптизмом) — зеленая окраска многих кузнечиков и гусениц,

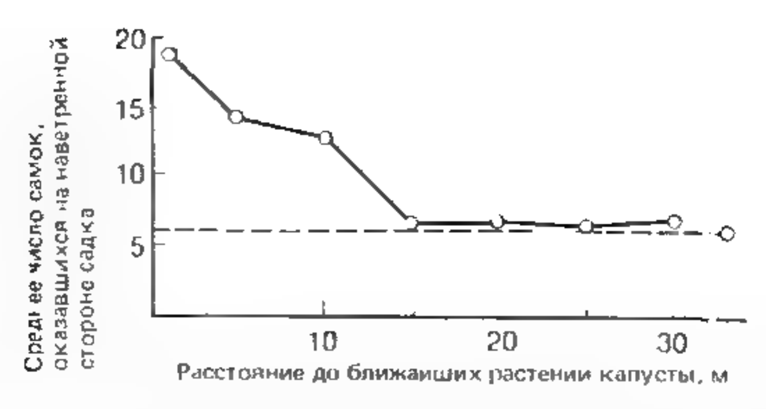


Рис. 3.23. Среднее число самок весенней капустной мухи (*Delia brassicae*), ориентирующихся против ветра в направлении капустной грядки, в зависимости от расстояния, отделяющего их от ближайших растений капусты. (Hawkes, 1974)

а также прозрачность тела многих населяющих поверхностные слои воды морей и озер планктонных животных. Примеры не столь простые — саргассовый морской клоун, очертаниями тела схожий с саргассовыми водорослями, среди которых он живет, многие мелкие беспозвоночные, сильно смахивающие на сучки, листочки или на различные части цветка (фото 4), и гусеница одного из ленточников *Limenitis archippus*, напоминающая кусочек птичьего помета. «Криптические» животные бывают съедобны и очень вкусны, однако их строение и окраска (а также чисто поведенческий подбор подходящего фона) снижают вероятность того, что они послужат кому-то в качестве пищевого ресурса.

Если криптизм как оборонительная стратегия чаще встречается у организмов вполне съедобных, то животные ядовитые (или опасные в иных отношениях) часто как будто привлекают внимание к этому обстоятельству своей яркой, бросающейся в глаза окраской или броским рисунком (узором). Явление это называется *апосематизмом*, а о таких животных говорят, что они окрашены апосематически. Бабочка данаида (выше говорилось о ее химической защите и о том, что она несъедобна для птиц) окрашена апосематически — как и ее гусеница, которая на самом-то деле и заимствует из пищи защитные сердечные гликозиды. Одна-единственная попытка съесть такую бабочку птице настолько памятна, что других подобных бабочек птица впоследствии в течение известного времени избегает. Ясно, что остальные данаиды приобретут известные преимущества лишь в том случае, если они будут *похожи* на тех, которых птицы уже отведали (и убили). Таким образом, данаиды испытывают сильное давление отбора, направленного на приобретение ими единообразного облика, легко запоминаемого рискнувшими напасть на них хищниками.

Если неприятная на вкус жертва приобретает запоминающийся облик, то немедленно возникает возможность «обмана» хищ-



Фото 4. [illegible] *(Phalera bucephala)*. [illegible] *Lamprophyllum* sp. [illegible] *(Phyllodactylus porphyreus)*. (Фотографии Heather Angel.)

ника организмами других видов. В самом деле, если добыча съедобная (имитатор) будет внешне напоминать несъедобную (модель), то она будет обладать явным селективным преимуществом. Явление это широко распространено и называется *бейтсовской мимикрией*. В каком-то смысле это особый случай маскировки (криптизма): имитатор напоминает какой-то другой объект окружающей среды. Но это все же не криптизм, поскольку вместо того, чтобы оставаться незаметным, имитатор заявляет о себе открыто и едва ли будет обойден вниманием хищника. О бабочке данаиде мы можем поведать кое-что еще: отметим, в частности, что имаго ленточника *Limenitis archippus*, будучи вполне съедобным, имитирует отвратительную на вкус данаиду, и голубая сойка, научившаяся избегать данаид, не будет беспокоить и ленточников. Весьма любопытно, что несъедобная гусеница данаиды, как и имаго, окрашена апосематически, тогда как съедобная гусеница съедобного ленточника обладает покровительственной (криптической) окраской и похожа на кусочек птичьего помета.

Мимикрия под несъедобный объект встречается и за пределами животного царства. Омела, например, частенько по внешнему виду поразительно схожа со своим малосъедобным растением-хозяином.

Некоторые животные (такие, как двупарноногие и кроты) отчасти избегают внимания хищников, живя в норах. Другие (как, например, опоссум, африканская земляная белка, многие жуки и кузнечики) могут «прикинуться» мертвыми и тем самым избежать «реакции убийства» со стороны хищников. Животные, прячущиеся в заранее приготовленные убежища (кролики и луговые собачки — в свои норы, улитки — в свои раковины) или свертывающиеся в клубок, чтобы прикрыть уязвимые части тела хорошо защищенной спиной (броненосцы, ежи, кивсяки), снижают таким образом вероятность быть схваченными хищником. Стоит, однако, кролику или броненосцу замкнуться в стенах своей «крепости» — и жизнь его всецело зависит от того, сможет ли неприятель эти стены одолеть (кроличья нора не спасет, например, от ласки). В жертву своей относительной безопасности такой крепостной сиделец приносит еще и возможность быть в курсе того, что творится снаружи. Другие животные ведут себя так, будто пытаются уйти от беды с помощью надувательства — «угрожающего поведения». Пример такого поведения — «реакция испуга» у бабочек, неожиданно показывающих пятна-глаза на крыльях. Есть и другие примеры. Африканский дикобраз, когда ему угрожает опасность, гремит своими иглами, а скунс — вздымает хвост трубой и топочет лапами.

Несомненно, самая обычная поведенческая реакция животного на опасность стать чьей-то добычей — «показать пятки». Например, когда по соседству оказывается молодая рыба (ма-

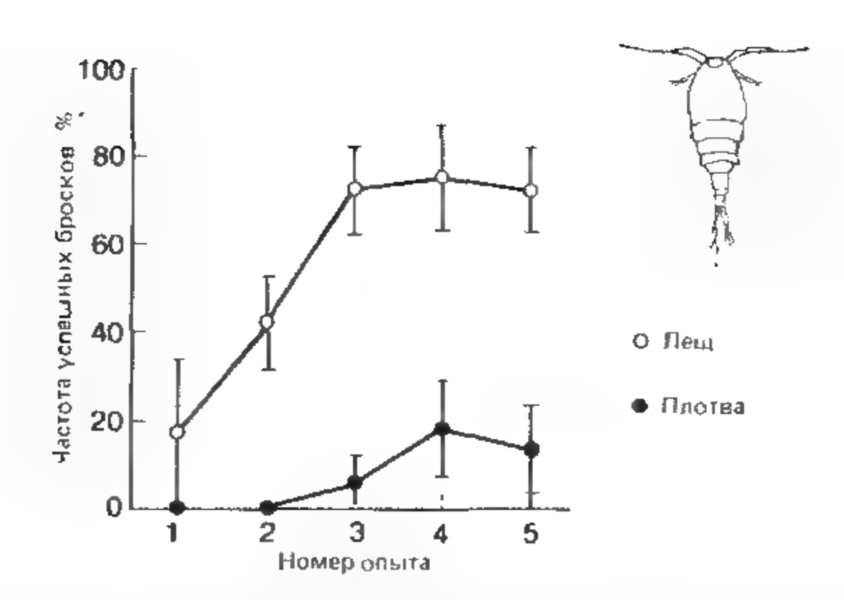


Рис. 3.24. По мере накопления опыта молодь леща (*Abramis brama*) обучается все более и более успешно настигать трудноуловимую добычу — веслоногого рака *Cyclops vicinus* (изображен в правом верхнем углу); а вот у молоди плотвы (*Rutilus rutilus*) доля успешных бросков так никогда и не превосходит 20%. (По Winfield et al., 1983.)

лек или сеголеток), мелкий озерный веслоногий рак *Cyclops vicinus* делает молниеносный бросок — и опасность столкновения с рыбой минует (если, конечно, рыба эта не принадлежит к числу особо удачливых). Рисунок 3.24 показывает, что молодой лещ, обладающий выдвигающимся ртом и способностью развивать большое всасывающее усилие, в состоянии научиться успешно управляться с *Cyclops*, тогда как гораздо хуже оснащенная для такой охоты плотва толком не способна совладать с такой прыткой жертвой.

Этот пример иллюстрирует три важных момента. Во-первых, «побег», как и любая другая защитная реакция, снижает вероятность того, что животное в конце концов послужит кому-то пищей. Во-вторых — и это, пожалуй, неизбежно, — существует хотя бы один хищник, способный преодолеть оборону своей жертвы. В-третьих, на защиту от хищника расходуется энергия, и успех в этом деле (в нашем примере — успешное бегство) должен рассматриваться как нечто такое, за что приходится расплачиваться энергией или иными ресурсами, которые можно было бы израсходовать на другие цели.

3.5. Пространство как ресурс

«Пространство» как собирательный термин. — Конкуренция интерференционная (через прямое столкновение) и эксплуатационная (через использование общего ресурса). — Отдельные места как ресурсы.

Все живые существа занимают место в пространстве, и в определенном смысле в ряде случаев можно утверждать, что они конкурируют за это место — можно, например, сказать, что одно

растение конкурирует с другим за место в пологе. Правильнее, однако, будет утверждать, что растения эти конкурируют за свет или какой-либо иной ресурс, которым в этом месте можно завладеть. Точно так же можно сказать, что растения нуждаются в пространстве для размещения корней, но утверждение это неизбежно приобретет иной смысл, а именно: растениям нужны заключенные в этом пространстве ресурсы — вода и минеральные соли. Не стоит, стало быть, считать ресурсом пространство само по себе. Термин «пространство» правильнее было бы употреблять в собирательном смысле для обозначения тех ресурсов, которые из этого пространства можно извлечь. Бывают, впрочем и такие случаи, когда от этого взгляда можно отступить и признать, например, что луковицы крокусов иной раз располагаются столь часто, что буквально выпирают друг друга из земли. И все же в лесном сообществе обычно достаточно места для новых деревьев, а на поверхности пруда — для множества новых ковриков ряски; в обоих случаях, однако, дальнейшее развитие растительности в конце концов всегда сдерживается нехваткой в свободном пространстве света и минеральных ресурсов — но не пространства как такового.

Пространство превращается в потенциально лимитирующий ресурс лишь тогда, когда даже при избытке пищи организмы в своих возможностях ограничены, причем ограничены физической (точнее геометрической) их упаковкой. Морские желуди и мидии порой покрывают поверхность камня так плотно, что для новых желудей или мидий попросту не остается места; закономерности территориального поведения какой-нибудь птицы порой определяют границы обороняемого ею участка. В пространстве содержатся ресурсы, но путь к овладению ими лежит через овладение пространством. В определенном смысле само поведение территориального животного превратило пространство в ресурс. Это обстоятельство приобретает большое значение при рассмотрении механизмов конкуренции между организмами за ресурсы. В гл. 7 (где будет обсуждаться вопрос о конкуренции между особями) мы увидим, что можно выделить два класса ситуаций. С одной стороны, бывает так, что индивидуум А снижает уровень обеспеченности ресурсом, а индивидуум В на это снижение реагирует. Каждый из индивидуумов при этом реагирует не на присутствие другого, а на порождаемое ими обоими истощение ресурса. Такого рода взаимодействие именуется эксплуатационной конкуренцией (конкуренцией через использование общего ресурса). С другой стороны, бывает и так (особенно у высших животных, в том числе у птиц), что конфликт между А и В оказывается смещенным в иную плоскость: они взаимодействуют непосредственно — путем захвата жизненного пространства (территории); и А, и В реагируют при этом не на снижение ими обоими уровня обеспеченности ресурсом, а непосредственно

друг на друга. Взаимодействие такого рода называется интерференционной конкуренцией (конкуренцией через столкновение).

В других же случаях предельно ясно, что ресурсом является само по себе пространство, а не те ресурсы, которые в нем содержатся. Легко вообразить, например, конкуренцию между ящерицами за те участки поверхности камня, где можно погреться на солнышке. Едва ли можно утверждать, что ящерицы «потребляют температуру» (температура не ресурс, а условие), но благоприятные места они, конечно же, «потребляют» и в полной мере используют, тем самым делая их недоступными другим ящерицам. Согласно определению, подобные места суть ресурсы. Кроме того, потенциальными ресурсами самых разнообразных животных можно считать также гнездовые участки и убежища.

3.6. Классификация ресурсов

Обсудив свойства разнообразных ресурсов, опишем теперь разработанную Тилманом (Tilman, 1982) систему их классификации. Она должна послужить полезным синтетическим итогом целого ряда идей, высказанных в настоящей главе. В последующих главах она поможет еще и прояснить наши представления о механизмах конкуренции между организмами.

Мы убедились, что для завершения жизненного цикла каждое растение нуждается в 20—30 отдельных ресурсах и что большинству растений требуется один и тот же набор ресурсов (хотя, конечно, в несколько различных соотношениях). Каждый из ресурсов приходится добывать независимо от других, причем зачастую своим, совершенно особым способом: один — в виде ионов (K^+), а другой — в виде молекул (CO_2), один — в растворенном состоянии, другой — в газообразном. Углерод невозможно заменить азотом, а фосфор — калием. Лишь очень немногие из необходимых высшим растениям ресурсов можно заменить целиком или частично. Большинство растений способны усваивать азот и в нитратной, и в аммонийной форме (т. е. в составе соответствующих ионов), но сам азот заменить нечем. Изучая пищевые ресурсы плотоядных животных, мы обнаруживаем картину совершенно противоположную: почти любую поедаемую ими добычу можно с полным успехом заменить едва ли не любой другой добычей примерно такого же размера. Таким образом, ресурсам, каждый из которых для организма *незаменим*, противостоят ресурсы *взаимозаменяемые*. На этом противопоставлении можно построить классификацию совместно (попарно) потребляемых ресурсов (рис. 3.25).

При построении такой классификации концентрация или количество одного из ресурсов откладывается по оси абсцисс, другого — по оси ординат. Мы знаем, что различные сочетания ко-

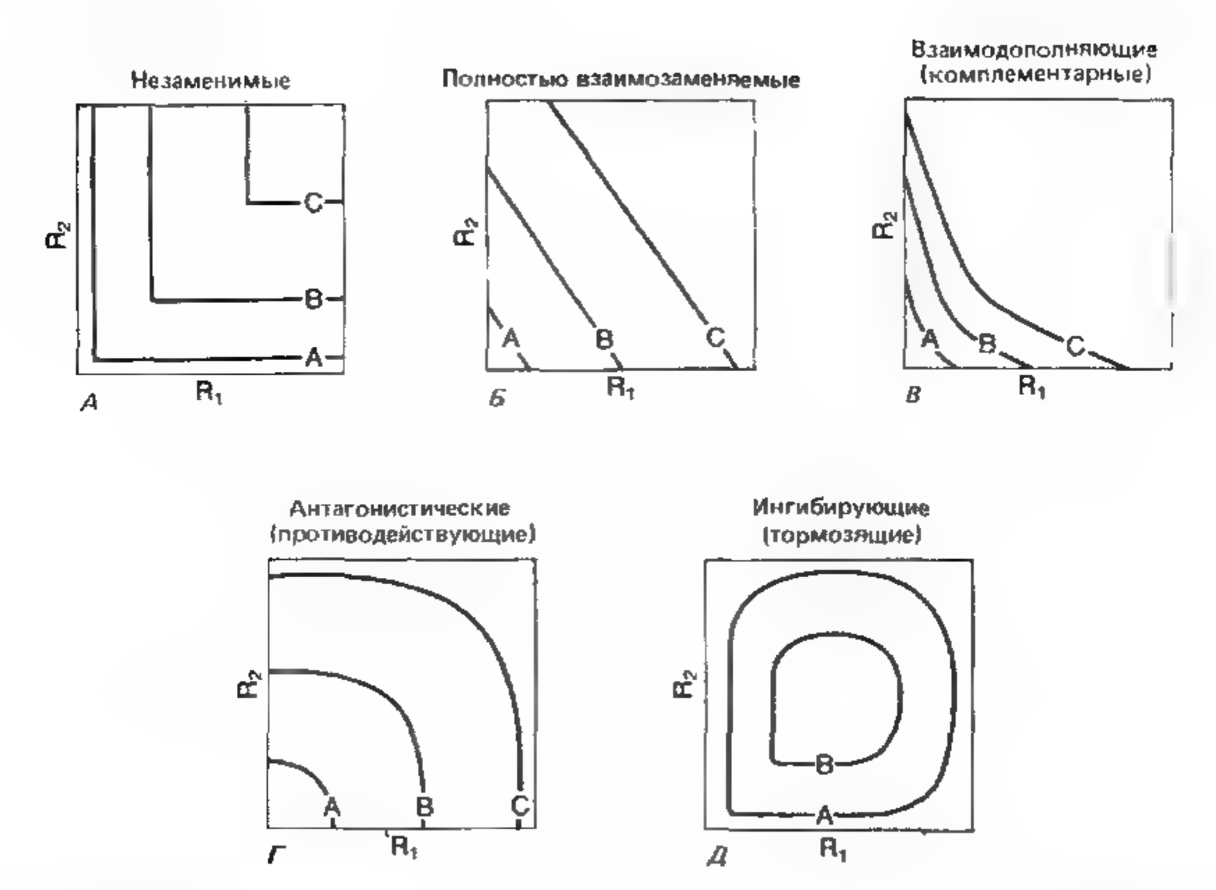


Рис. 3.25. *Изолинии скоростей роста, зависящих от степени обеспеченности* ресурсами. Каждая из этих изолиний соединяет точки, соответствующие таким количествам двух ресурсов (R_1 и R_2) в окружающей среде, которые понадобились бы для того, чтобы популяция росла с данной скоростью (для каждой изолинии — своей). С ростом обилия ресурсов скорость роста популяции увеличивается, и поэтому чем выше скорость роста, тем дальше от начала координат расположена соответствующая ей изолиния: изолинии *A* соответствует самое низкое (из трех) значение скорости, изолинии *B* — промежуточное, а изолинии *C* — самое высокое. Ресурсы: *А* — незаменимые; *Б* — полностью взаимозаменяемые; *В* — взаимодополняющие (комплементарные); *Г* — антагонистические (противодействующие); *Д* — ингибирующие (тормозящие). (По Tilman, 1982.)

личеств обоих ресурсов обычно обусловливают различные скорости роста изучаемых организмов (будь то рост отдельной особи или рост популяции, складывающийся из выживания и воспроизводства). Можно, стало быть, соединить точки (т. е. сочетания количеств ресурсов), соответствующие одному и тому же значению скорости роста, и получить тем самым линии (изолинии одинакового роста, или «изоклины»). Скажем, на рис. 3.25 изоклина B — это во всех случаях изоклина нулевого «чистого» роста. Иными словами, при любом сочетании количеств ресурсов, соответствующем точке на одной из кривых B, организм не может ни увеличиваться, ни уменьшаться, а может лишь сохранять прежние размеры. Соответственно, изоклины A, проходящие через зону меньшей ресурсообеспеченности, чем изоклины B, соединяют такие точки (сочетания количеств ресурсов), которым соответствует одна и та же *отрицательная* скорость роста. В свою очередь изоклины C, проходящие через зону боль-

шей ресурсообеспеченности, чем изоклины В, соединяют такие точки, которым соответствует одна и та же положительная скорость роста. Как мы увидим, в зависимости от свойств попарно взаимодействующих ресурсов эти изоклины изменяют свою форму.

3.6.1. Незаменимые ресурсы

Два ресурса называются *незаменимыми*, когда ни один из них не в состоянии заменить другой. При этом скорость роста, которой можно достигнуть при снабжении организмов ресурсом 1, бывает жестко ограничена имеющимся количеством ресурса 2. На рис. 3.25, *А* это обстоятельство отображено изоклинами, ветви которых параллельны координатным осям. Такой вид диаграммы объясняется тем, что наличное количество одного из ресурсов задает ту максимальную возможную скорость роста, которая может быть дотигнута при произвольном изменении количества другого ресурса. Максимум, о котором идет речь, достигается лишь в том случае, если наличное количество этого другого ресурса не предопределяет еще более низкой скорости роста. Именно так обычно обстоит дело с такими необходимыми для роста зеленых растений ресурсами, как азот и калий; то же относится и к двум облигатным хозяевам паразита или патогенного микроба, вынужденного менять хозяев по ходу своего жизненного цикла (гл. 12). Для бабочек *Heliconius* ресурсом 1 могут оказаться листья лианы *Passiflora* определенного вида (ими кормятся гусеницы), а ресурсом 2 обычно бывает цветочная пыльца тыквенного растения *Gurania* (на котором кормятся взрослые бабочки).

3.6.2. Взаимозаменяемые ресурсы

Взаимодополняющие ресурсы.— Антагонистические ресурсы.— Ингибирование.

Два ресурса называются *полностью взаимозаменяемыми*, если любой из них можно целиком заменить другим. У большинства зеленых растений именно так соотносятся два источника азотного питания — нитрат-ионы и ионы аммония. Точно так же соотносятся пшеница и ячмень в рационе деревенского цыпленка, а зебры и газели — в рационе льва. Мы, кстати, при этом не утверждаем, что оба ресурса равноценны. Между прочим, нитрат-ионы как источник азота обойдутся растению дороже, чем ионы аммония: азот включается в состав белка в аммонийной форме, а на восстановление нитратного азота до аммонийного растению придется израсходовать полученную в результате обменных процессов энергию. Эта особенность пары ресурсов

(полная взаимозаменяемость, но вовсе не обязательно равноценность) отражена на рис. 3.25, *Б*: наклон изоклин таков, что любая из них пересекает координатные оси на различных расстояниях от начала координат. Из рис. 3.25, *Б* следует, например, что в отсутствие ресурса 2 организмам требуется сравнительно небольшое количество ресурса 1, зато в отсутствие ресурса 1 — сравнительно большое количество ресурса 2.

Взаимозаменяемые ресурсы именуются *взаимодополняющими*, если изоклины на диаграмме прогнуты «вовнутрь» — по направлению к началу координат (рис. 3.25, *В*). Такая форма изоклины означает, что при совместном потреблении организмами данного вида обоих ресурсов их в совокупности требуется меньше, чем при раздельном потреблении. Когда люди вместе с рисом употребляют в пищу семена некоторых бобовых, они могут на 40% повысить содержание в своем рационе усвояемого белка (Lappe, 1971). Бобы богаты лизином — незаменимой аминокислотой, которой очень мало в рисе, тогда как рис обогащен серусодержащими аминокислотами, которых совсем немного в бобах.

Два взаимозаменяемых ресурса называют *антагонистическими*, если изоклины на диаграмме выгнуты «наружу» — по направлению от начала координат (рис. 3.25, *Г*). Такая форма изоклин указывает на то, что при совместном потреблении обоих ресурсов на поддержание заданной скорости роста организмов данного вида этих ресурсов расходуется больше, чем при раздельном их потребления. Такая ситуация может возникнуть, например, тогда, когда различные пищевые ресурсы содержат различные же токсичные соединения, оказывающие на потребителя обоих ресурсов синергическое (т. е. превышающее результат простого суммирования) действие. Так, в опытах Джензена (Janzen et al., 1977) D,L-пипеколиновая и дженколиновая кислоты («вторичные метаболиты», содержащиеся в некоторых семенах и выполняющие, как полагают, защитную роль) при раздельном потреблении не оказывали сколько-нибудь существенного влияния на рост семеноядной личинки жука-зерновки, но при совместном поглощении их влияние оказывалось весьма заметным. Если семена одного растения содержали одно из этих соединений, а семена другого — второе, то кормление личинок смесью из этих семян обычно неблагоприятно сказывалось на их росте.

Наконец, рис. 3.25, *Д* поясняет (на примере пары незаменимых ресурсов) наблюдаемое при высокой ресурсообеспеченности явление *ингибирования*. Примеры ресурсов, являющихся незаменимыми, но в чрезмерных количествах становящихся токсичными (или «повреждающими»), отыскать не так уж трудно. И двуокись углерода, и вода, и элементы минерального питания (такие, например, как железо) — все они необходимы для фото-

синтеза, но в чрезмерном количестве любой из этих ресурсов оказывает летальное действие. То же самое можно утверждать и в отношении освещенности: в широком диапазоне ее значений повышение освещенности влечет за собою и повышение скорости роста растений, но очень высокая освещенность может затормозить рост. Во всех подобных случаях при очень высокой ресурсообеспеченности дальнейшее ее повышение приводит к замедлению роста, и поэтому изоклины превращаются в замкнутые кривые (рис. 3.25, *Д*). Это тот самый случай, когда то, что на одном количественном уровне представляет собой *ресурс*, на другом уровне превращается в лимитирующее *условие*.

3.7. Измерения экологической ниши, соответствующие ресурсам

В гл. 2 мы развили концепцию экологической ниши, согласно которой ниша являет собой некую *n*-мерную фигуру — «гиперобъем». Геометрия этой фигуры задает такие пределы изменения целого ряда (*n*) внешних факторов, в которых организмы данного вида могут выживать и размножаться. К числу упомянутых внешних факторов принадлежат как условия (гл. 2), так и ресурсы (настоящая глава). Заметим, к слову, что изоклины нулевого роста (линии В) на рис. 3.25 определяют границы двумерной экологической ниши. По одну сторону изоклины сочетания количеств ресурсов таковы, что организмы могут существовать вполне благополучно, а по другую — таковы, что организмы эти постепенно исчезают.

В некоторых случаях «ресурсные» измерения (оси) видовой экологической ниши можно изобразить примерно так же, как изображают оси, соответствующие условиям — с нижними и верхними границами, в пределах которых организмы рассматриваемого вида в состоянии успешно существовать. Например, в случае «размерно-селективного» хищника наличие ограничений его способности находить и поедать свою добычу означает, в частности, то, что этот хищник в состоянии использовать лишь узкий круг жертв из некоего континуума потенциальных жертв — от самых мелких до очень крупных. Для других ресурсов можно с уверенностью указать лишь нижний предел. Примером таких ресурсов могут служить потребляемые растениями минеральные вещества: нижний предел их концентрации, за которым ни рост, ни размножение растений невозможны, установить нетрудно, а вот верхнего предела может и не быть (рис. 3.25, *А—Г*). Если в неоднородной («пятнистой») почвенной среде нитраты содержатся в самых разнообразных концентрациях, то растения определенного вида могут прекрасно расти *всюду*, где концентрация нитратов превосходит некоторый минимум. И все же, как отмечалось в разд. 3.6.2, «хорошего должно быть понемножку»: из-

быток некоторых ресурсов (например, воды, ионов Fe^{2+}, солнечной радиации) бывает растениям вреден, и в таких случаях на «ресурсной» оси можно отметить и верхний предел (рис. 3.25, *Д*). Наконец, многие ресурсы таковы, что их невозможно описать с помощью непрерывных числовых переменных, а надлежит скорее рассматривать как нечто дискретное. Гусеницам бабочек из рода *Heliconius* нужны для пропитания листья лианы *Passiflora*; гусеницы данаид специализируются на растениях из семейства ваточников; животным различных видов требуются гнездовые участки с вполне определенными свойствами. Потребности в такого рода ресурсах невозможно упорядоченным образом расположить вдоль какой бы то ни было непрерывной графической оси (надписанной, скажем, так: «пищевые растения»). Вместо этого измерения экологических ниш, соответствующие пищевым растениям или гнездовым участкам, нужно задавать просто в виде конечных перечней соответствующих ресурсов.

«Ресурсные» измерения, как бы они ни задавались и ни описывались — неотъемлемые составные части *n*-мерной ниши. Мы увидим, что концепция экологической ниши становится особенно плодотворной при рассмотрении вопросов, связанных с использованием лимитирующих (или потенциально лимитирующих) ресурсов. Представление о нише будет играть важную роль в последующих главах, в которых обсуждается возможная роль межвидовой конкуренции за ресурсы в формировании состава сообщества и его видового разнообразия (гл. 7, 18 и 22).

Ресурсы среды обитания и их потребление организмами изучались как экологами растений, так и экологами животных; в их подходах к предмету, однако, наметились некоторые очень существенные различия. Значительная часть исторического пути экологии растений отмечена господством «экофизиологии»; особое внимание уделялось физиологическим механизмам, посредством которых каждое *отдельное* растение добывает необходимые ему ресурсы — свет, воду и биогенные элементы. Все силы были брошены на лабораторные опыты, выполнявшиеся на отдельных растениях. Напротив, экологов животных ресурсы чаще интересовали прежде всего как объект конкуренции между организмами или как «сырье» взаимодействий типа «хищник—жертва». В какой-то мере эти исторические различия отразились и на структуре настоящей главы. Экология, однако, становится дисциплиной все более и более цельной, и со временем эти различия, по-видимому, в основном сотрутся.

Глава 4

Унитарные и модулярные организмы: их жизнь и смерть

4.1. Введение: жизнь как экологическое событие

Экологи стремятся изучить демографические процессы, их последствия и влияющие на них факторы.

В этой главе мы несколько изменим наш подход и, не вникая особенно в природу взаимодействий организмов со средой, сосредоточим внимание на численности особей и на процессах, определяющих ее изменения.

Коль скоро мы завели об этом речь, необходимо подчеркнуть один непреложный экологический факт, который может быть записан выражением

$$N_n = N_t + B - D + C - E.$$

Иными словами, число особей определенного вида, населяющих данное местообитание в настоящее время (N_n), равно числу особей, находившихся там прежде (N_t), плюс число особей, родившихся в течение истекшего промежутка времени (B), минус число погибших за то же время особей (D), плюс число иммигрантов (C), минус число эмигрантов (E). Тот же факт можно сформулировать и несколько иначе:

$$N_f = N_n + B - D + C - E.$$

Через B на этот раз обозначено число особей, которым суждено родиться между настоящим моментом и некоторым моментом времени в будущем, и т. д.

Эти непреложные реалии жизни любых организмов определяют основную задачу экологии: описать, истолковать и понять закономерности распространения и динамики численности живых существ. Так, если экологи изучают влияние температуры, света или какого-либо загрязняющего вещества (скажем, ртути) на тот или иной организм, то они скорее всего будут сосредоточивать свое внимание на одной фазе жизненного цикла или стороне жизнедеятельности организма; но все это исследование, согласно сказанному выше, будет иметь отношение к экологии лишь постольку, поскольку затронутая фаза жизненного цикла или сторона жизнедеятельности в состоянии повлиять на рождение, смерть или переселение этого организма. Конечная цель — углубить понимание причин, определяющих величину N_n, или

предсказать величину N_t. Если какие-либо другие экологи начнут выяснять влияние насекомого вредителя на посевы, то они, наверное, попытаются отыскать способы повышения N_t посеянных растений за счет снижения N_t насекомых-вредителей; если же они будут изучать распространение редкого растения в пределах охраняемой территории, то зарегистрируют различия N_n на разных участках и, возможно, попытаются установить, как условия на этих участках влияют на жизнь растений: способствуют ли их распространению и размножению или же приближают их гибель. Наконец, экологи, изучающие животное и растительное население загрязненной реки, по-видимому, измерят и зарегистрируют N_n целого ряда видов, а затем сопоставят свои данные с теми, что были получены на примерно такой же, но незагрязненной реке. Во всех этих случаях, как мы видим, экологам нужно знать численность особей, их распределение, закономерности *демографических процессов* (рождаемости, смертности, миграций), определяющих численность, а также механизмы воздействия внешних факторов на эти процессы.

Именно поэтому в настоящей главе в качестве основных задач экологии рассматривается изучение законов рождения и гибели особей и в несколько меньшей степени — их переселения (миграций). (Миграции будут гораздо подробнее рассмотрены в гл. 5.) Особое внимание будет уделено также способам количественного выражения этих законов и отысканию обобщений, связывающих воедино совершенно различные на первый взгляд типы организмов.

4.2. Что такое особь? Унитарные и модулярные организмы

Различные особи могут находиться на различных стадиях жизненного цикла; кроме того, особи разнокачественны.

В том, что было до сих пор сказано, прежде всего необходимо распознать неявное, но важное допущение, а распознав — отвергнуть его. «Непреложный экологический факт» сформулирован на основе понятия «особь». Такая формулировка предполагает, что любая данная особь абсолютно тождественна любой другой, а это неверно со многих точек зрения.

Во-первых, почти все организмы в течение своего жизненного цикла проходят через целый ряд определенных *стадий*. Яйцо насекомого превращается в личинку, личинка — в имаго (у некоторых насекомых есть еще и стадия куколки); из семян растений образуются проростки, а из проростков вырастают взрослые фотосинтезирующие растения и т. д. Во всех подобных случаях на различных стадиях жизненного цикла особи, надо полагать, подвержены влиянию различных факторов и мигрируют, умира-

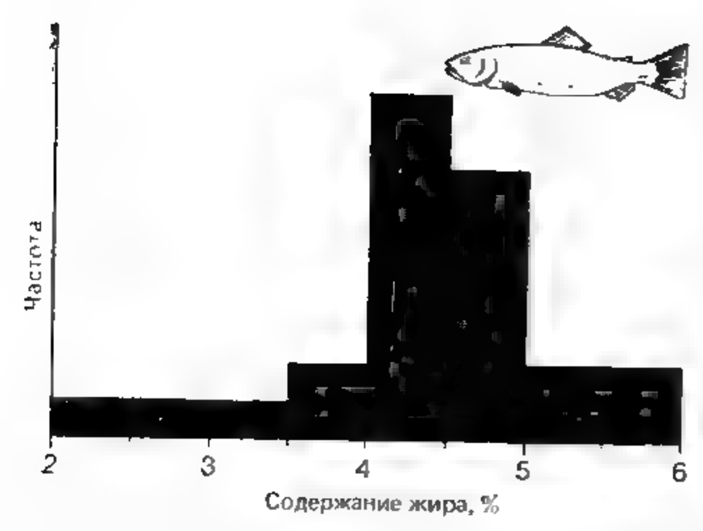


Рис. 4.1. Изменчивость особей: содержание жира в теле сеголетков кумжи. Все вошедшие в выборку особи обладали примерно одинаковой массой — около 11 г. (По Elliott, 1976.)

ют и, конечно же, размножаются с различными скоростями. Стадии эти нужно выделять и к каждой из них подходить с особой меркой.

Во-вторых, особи могут оказаться разнокачественными — и тогда, когда отдельные стадии выделить невозможно, и даже тогда, когда все особи пребывают на одной и той же стадии развития. Наиболее заметное проявление разнокачественности — различия в размерах тела; весьма обычны, впрочем, и различия между особями по количеству накопленных ими резервных веществ, как это показано на рис. 4.1, где приведены данные по индивидуальной изменчивости молоди кумжи по количеству запасенного в теле жира (Elliott, 1976).

И все же особенно нелепым упрощенное представление об индивидууме становится тогда, когда изучаемые организмы оказываются не *унитарными*, а *модулярными*. Поэтому, прежде чем перейти к рассмотрению и количественной формулировке законов рождаемости и смертности (разд. 4.3 и последующие разделы), необходимо обсудить различия между унитарными и модулярными организмами.

4.2.1. Организмы унитарные и модулярные

Унитарные организмы. — Модулярные организмы. — Рост высших растений. — Модули могут обладать физиологической обособленностью. — Деревья и кустарники. — Модулярная организация может проявляться на двух и более уровнях. — Obelia — пример модулярного животного. — Модулярные особи — генеты. — Численность модулей зачастую играет большую роль, нежели численность генетов. — Модулярность может повлечь за собой очень высокую индивидуальную изменчивость. — Модулярные особи обладают возрастной структурой.

Строение унитарных организмов в очень значительной степени предопределено генетически. Если не принимать в расчет уродств, то у любой собаки четыре ноги, а у любой саранчи — шесть, у любой рыбы один рот, а у любого кальмара — два глаза. Идеальный пример унитарного организма — человек.

Жизнь его начинается тогда, когда в результате оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом образуется зигота. Зигота имплантируется в стенку матки, и начинаются сложные процессы эмбрионального развития. В возрасте шести недель у плода уже хорошо различимы уши, глаза, нос и конечности с пальцами, и если не случится какого-нибудь несчастья, то человек сохранит сложившиеся к этому возрасту черты внешнего строения до самой смерти. Рост плода продолжается до родов, а родившийся ребенок растет лет до восемнадцати; размеры тела при этом изменяются весьма существенно, а строение — напротив, довольно незначительно, и то лишь исключительно в связи с половым созреванием. У женщин продолжительность репродуктивного периода составляет примерно тридцать лет, а у мужчин — несколько более. Вслед за репродуктивным периодом наступает старение — подчас постепенно и незаметно. Смерть может приключиться когда угодно, а череда событий, ожидающих тех, кому выпадает жить дольше, вполне предсказуема (как предсказуемо и строение тела).

У модулярных же организмов из зиготы развивается некая единица строения (модуль), порождающая затем все новые и новые модули, напоминающие самый первый. То, что получается в результате, почти всегда разветвлено и неподвижно (за исключением самых ранних стадий). В отличие от организмов унитарных отдельные модулярные организмы состоят из наборов основных конструктивных элементов, число которых чрезвычайно изменчиво, а развитие модулярных организмов не предопределено какой бы то ни было жесткой программой и сильно зависит от их взаимодействия с окружающей средой. Растения в большинстве своем модулярны, и для многих людей, несомненно, именно растения являют собой наиболее яркий и очевидный пример обширной группы модулярных организмов. Впрочем, модулярны и представители многих важных групп животного царства (в том числе губки, гидроиды, кораллы, мшанки и колониальные асцидии); в числе этих групп едва ли не 19 типов. Модулярны также многие простейшие и грибы.

В прошлом многие экологические и эволюционные обобщения были сделаны так, будто весь мир живых существ некоторым образом олицетворяется унитарными животными (подобными человеку или, скажем, комару). А это крайне неосторожно. На обширных пространствах воды и суши преобладают организмы модулярные, такие, например, как морские водоросли, кораллы, лесные деревья и травы.

Основной конструктивный модуль, определяющий характер роста надземных частей высшего растения — это лист вместе с его пазушной почкой и с прилегающим участком стебля — междоузлием. Развитие и прорастание почки в свою очередь приводит к появлению новых листьев, каждый из которых снаб-

жен своей собственной пазушной почкой. Рост растений и состоит в накоплении таких модулей. На определенном этапе развития организмы образуют видоизмененные модули нового типа, предназначенные для размножения. У высшего растения это цветки (у гидроида — гонофоры и т. д.). Они в конечном итоге порождают новые зиготы, из которых развиваются зародыши. Специализированные репродуктивные модули, как правило, уже не производят новых модулей (впрочем, среди модулярных животных известны и исключения из этого правила). «Программа развития» модулярного организма в типичном случае сводится к относительному увеличению числа модулей, предназначенных для выполнения различных физиологических функций, например размножения или продолжения соматического роста.

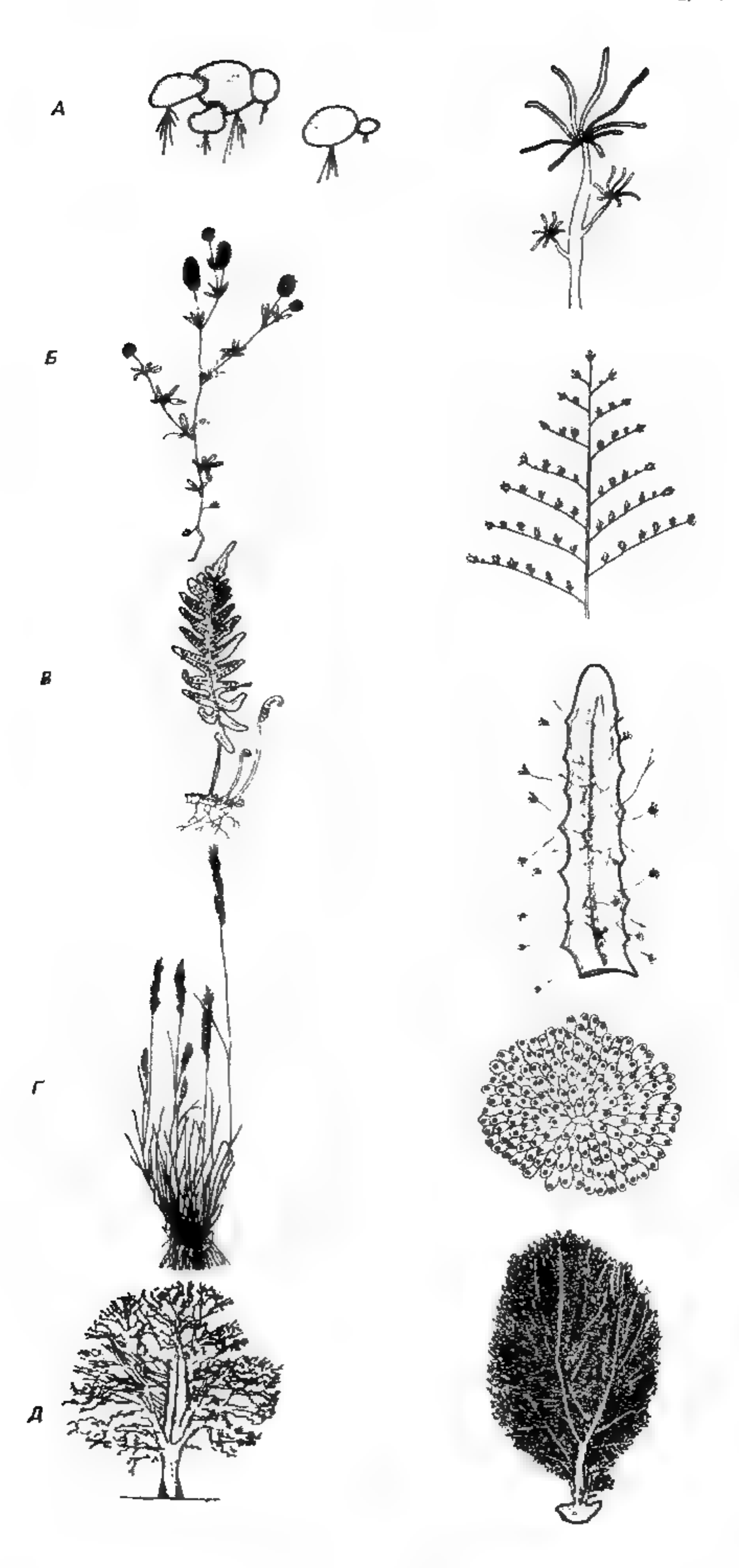
По характеру внешнего строения все растения (да и все модулярные организмы вообще) можно в первом приближении поделить на два типа. Растения первого типа тянутся вверх: их эволюция, по-видимому, определялась в основном возможностью поместить свои листья повыше листьев своих соседей. Растения второго типа разрастаются в горизонтальном направлении: они разбрасывают свои модули по поверхности субстрата или в его толще. Многие из таких растений образуют новые корневые системы, связанные с горизонтально разрастающимся стеблем; так бывает у растений корневищных и столонообразующих. Образования, соединяющие отдельные части таких растений, нередко отмирают и сгнивают, и потомство одной и той же «родительской» зиготы превращается в набор физиологически обособленных единиц (такие модули, наделенные способностью к самостоятельному существованию, принято называть «раметами»). Потомство одной и той же зиготы именуется клоном. Многие клональные растения по мере роста «распадаются на части». Ярчайшие примеры такого рода дают многие плавающие водные растения, например ряска (*Lemna*), водяной гиацинт (*Eichhornia*) и пистия (*Pistia*); обособленные, независимые модули этих растений, порожденных одной-единственной зиготой, порою наглухо забивают целые пруды, озера и речки.

Основная особенность, отличающая деревья и кустарники от большинства травянистых растений, состоит в устройстве системы соединений, связывающей отдельные модули воедино и соединяющей их с корневой системой. Соединения не сгнивают, а одревесневают и утолщаются, превращая растение в многолетник. Большая часть тела такого одревесневшего растения мертва лишь под самой корой располагается тонкий слой живых тканей. И вот этот-то живой слой непрерывно порождает новую ткань и окружает ствол дерева все новыми и новыми напластованиями отмершего клеточного материала. Большая часть дерева — это нечто вроде кладбища, где погребены отжившие свое стеблевые ткани. Деревья в большинстве своем при-

надлежат к числу растений, растущих в основном вверх. Характерная форма такого дерева, как кипарис, ель, тсуга или дуб, определяется главным образом способом взаимного расположения его модулей.

В строении организмов нередко обнаруживаются два или более уровней модулярной организации. Основные единицы строения высших растений — листья с их пазушными почками — бывают собраны в группы определенной формы, которые и сами в свою очередь многократно повторяются. Наглядным примером такого строения может служить растение земляники. Из почки поочередно развиваются обыкновенные земляничные листья, а сами эти листья бывают собраны в розетки. Рост земляничного растения состоит в: *а*) приумножении числа листьев в отдельной розетке и *б*) формировании новых розеток на столонах («усах»), вырастающих из пазушных почек розеточных листьев. В строении деревьев тоже можно выделить несколько уровней модулярности. Первому уровню соответствует лист с его пазушной почкой, второму — целый побег, на котором определенным образом расположены листья, третьему — вся «система ветвей» (т. е. крупный сук с ветками или часть кроны) с ее характерной формой, которая повторяется в других подобных «системах» и восстанавливается после повреждения. Общее «телосложение» модулярных организмов определяется, по сути дела, углами между смежными модулями и длинами соединяющих их стеблей или междоузлий.

Рис. 4.2 иллюстрирует многообразие форм роста и типов строения, порождаемых модулярным ростом. Закономерности роста модулярных животных можно пояснить на примере какого-либо гидроида, например *Obelia*. Развитие колонии начинается с того, что недолговечная свободноплавающая личинка обелии (так называемая планула) прикрепляется к какому-нибудь твердому предмету. Осевшая личинка дает начало горизонтальному корнеподобному образованию, несущему на себе множество разветвленных стеблей. На этих стеблях сидят полипы — основные модули *Obelia*; служат они как для питания, так и для защиты. На каждой ветви верхушечный полип — самый молодой. Таким он остается не всегда: от его основания отпочковывается следующий полип, со временем вырастающий и располагающийся выше первого. Разветвленные стебли продолжают служить соединительной сетью, связывающей между собой все образующие колонию полипы. Налицо принципиальное сходство с модулярной организацией растений. Размножение у *Obelia* начинается с того, что от видоизмененных полипов, именуемых гонофорами, отпочковываются крошечные свободноплавающие медузы, размножающиеся половым путем и порождающие множество личинок (планул). Другие «колониальные» животные обладают своими особенностями роста и размножения. Как


А
Б
В
Г
Д

бы то ни было, все эти животные модулярны, и при изучении их экологических свойств об этом не следует забывать.

Вернемся теперь к вопросу о том, что же такое особь. Число находящихся на поле отдельных кроликов (особей) можно установить следующим образом: сосчитать замеченные на этом поле кроличьи уши или лапы, а затем разделить результат подсчета соответственно на два или на четыре; частное от такого деления — это число выживших зигот. Но на что поделить число листьев высшего растения, вай папоротника, число зооидов асцидии или мшанки? Делителя, который сделал бы возможным подобный расчет, не существует. Иначе говоря, $N_п$ может соответствовать наличному числу выживших зигот, но в том случае, если изучаемые организмы модулярны, о «величине» популяции оно в состоянии дать только частичное, а то и обманчивое представление. Имея в виду это обстоятельство, Кейс и Харпер (Kays, Harper, 1974) предложили термин «генет»; «генет» — это «генетический индивидуум», т. е. все то, что получилось из одной зиготы. Генет, стало быть, можно противопоставить являющемуся его частью модулю — будь этот модуль раметом, побегом, корневым отростком, зооидом, полипом или чем бы то ни было еще.

Следовательно, как ни важно изучать распространение и численность генетов (т. е. индивидуумов), при исследовании модулярных организмов необходимо изучать еще и распространение и численность модулей. Последнее часто приносит бóльшую пользу. Скажем, запас растущей на пастбище травы, которую может съесть пасущаяся скотина, определяется не числом генетов травянистых растений, а числом листьев, связанным с числом модулей; и коль скоро за изменениями запасов корма необходимо следить, то для этого нужно знать вовсе не число родившихся и погибших генетов, а число родившихся и погибших модулей. По этой причине модулярные организмы надлежит изучать как бы на двух взаимодействующих уровнях. Применительно к ним формулировка «непреложного экологического факта» включает по меньшей мере два уравнения — то, что уже приводилось, и еще одно, а именно:

Рис. 4.2. Различные модулярные организмы (*слева* — растения, *справа* — животные). *А*. Модулярные организмы, по мере роста распадающиеся на части: ряска (*Lemna* sp.) и *Hydra* sp. (неколониальное кишечнополостное). *Б*. Свободноветвящиеся и сравнительно недолговечные (однолетние) организмы: полевой клевер (*Trifolium arvense*) и *Pennaria* sp. (тип Cnidaria, класс Hydrozoa). *В*. Организмы, обладающие корневищами и ползучими стеблями (столонами), клоны которых разрастаются в горизонтальном направлении: обыкновенная многоножка (*Polypodium vulgare*) и *Campanularia* sp. (тип Cnidaria, класс Hydrozoa). Дерновино- и кочкообразователи, состоящие из плотно упакованных модулей: восьмицветковая овсяница (*Festuca octoflora*) и *Cryptosula* sp. (мшанка-обрастатель). *Д*. Долговечные выносливые многократно разветвленные организмы: дуб (*Quercus* sp.) и обыкновенный морской веер *Gorgonia* sp. (коралл — тип Cnidaria, класс Anthozoa)

Число модулей в настоящий момент = Число модулей в прошлом + + Число отрожденных модулей — Число отмерших модулей.

Как уже отмечалось, индивидуальные различия существуют и между унитарными организмами. Но у модулярных организмов возможности проявления индивидуальной изменчивости намного шире. Если выращивать однолетнюю марь белую (*Chenopodium album*) при неблагоприятных условиях или при очень высокой плотности, то она может зацвести и дать семена, достигнув всего лишь 50 мм в высоту. В условиях же более благоприятных она может дорасти до 1 м в высоту, а семян принести в 50 000 раз больше. Причина такой пластичности состоит именно в модулярности и в различиях скоростей отрождения и отмирания *частей* растения. Такие важнейшие жизненные процессы, как рождение, старение и смерть, происходят, стало быть, не только на уровне всего организма, но и на уровне отдельного модуля. В действительности же у организма в целом «запрограммированного старения» часто и не бывает: в самом деле, клональные растения, постоянно избавляясь от старых тканей, по-видимому, пребывают в состоянии вечной «соматической юности». Даже у деревьев, накапливающих отмершие ткани в стволе и ветвях, и у роговых кораллов, сохраняющих старые обызвествленные ветви, смерть часто наступает не от «запрограммированной старости», а от слишком больших размеров или от болезни.

Наиболее яркий пример «модулярного» старения — ежегодное отмирание листьев листопадного дерева; при этом, однако, молодость, средний возраст, а затем старение и смерть чередой наступают и у корней, и у почек, и у цветков. Модулярные животные вроде гидроида *Obelia* или какого-нибудь коралла порой в одно и то же время состоят из частей, находящихся на любой из перечисленных стадий. Рост генетического индивидуума (генета) представляет собой итог всех этих «модулярных» процессов.

Таким образом, тело отдельного модулярного организма наделено возрастной структурой: оно состоит из молодых (развивающихся), активно функционирующих и стареющих частей. Сказанное означает, что возрастную структуру популяции модулярных организмов можно описать двояко: имея в виду либо возрасты генетов, либо возрасты тех частей (модулей), из которых эти генеты состоят. При описании возрастной структуры популяции кроликов подобной проблемы не возникает. Вопрос этот тем более существен, что характер жизнедеятельности модуля, подобного листу или корню, с возрастом изменяется, а при этом изменяется порой и его питательная ценность, а также степень привлекательности для фитофага. Лист или корень обычно становится жестче, содержание в нем волокнистых веществ повы-

шается, а белка — падает; снижается и его усвояемость. Если эколог будет относиться ко всем листьям на пастбище или в лесном пологе как к совершенно тождественным, то он оставит без внимания то обстоятельство, что для других существ эти листья, как правило, не одинаковы. На рис. 4.3 показано, как изменилась возрастная структура совокупности побегов осоки *Carex arenaria* в результате внесения в почву азотно-фосфорно-калийного (NPK) удобрения. На общее число растущих на опытном участке побегов удобрение почвы практически не повлияло, но вот возрастная структура совокупности побегов изменилась очень резко. На удобренных участках стали преобладать молодые побеги, а более старые побеги (весьма многочисленные в контроле) стали сравнительно редки, так как, видимо, не выдерживали конкуренции с молодыми.

Наконец, между модулярными и унитарными организмами существуют еще два значительных различия.

1) Систематические признаки, по которым различают виды модулярных организмов, — это, как правило, признаки не целых организмов, а отдельных модулей (для классификации и определения цветковых растений или гидроидов чаще используют не строение всего растения или гидроида, а строение полипов, цветков и листьев).

2) Характер взаимодействия модулярных организмов со средой обитания определяется их общим строением («архитектурой») — тем, как их модули размещены по отношению к модулям других организмов. Чтобы куда-то переместиться, что-то найти или от чего-то убежать, модулярному организму приходится «перерастать» с места на место или отделять специализированные расселительные модули (а некоторые водные растения могут еще и «разваливаться на куски», уплывающие в разные стороны). Других способов передвижения практически не существует.

Таким образом, всякая экологическая теория, претендующая на широту охвата разнообразных жизненных форм, должна использовать в качестве основной расчетной единицы не только рождение и смерть, но еще и единицу *модулярного роста* (т. е. рождение и смерть отдельного модуля).

4.3. Определение численности особей

За изменениями численности особей нередко следят и не вникая в демографические процессы. — Что означает термин «популяция». Плотность популяции. — Поголовный учет. — Подсчет особей в выборках. — «Отлов—мечение—повторный отлов». — Индексы численности.

Коль скоро мы намерены всерьез изучать рождаемость, смертность и модулярный рост, нам придется описывать их ко-

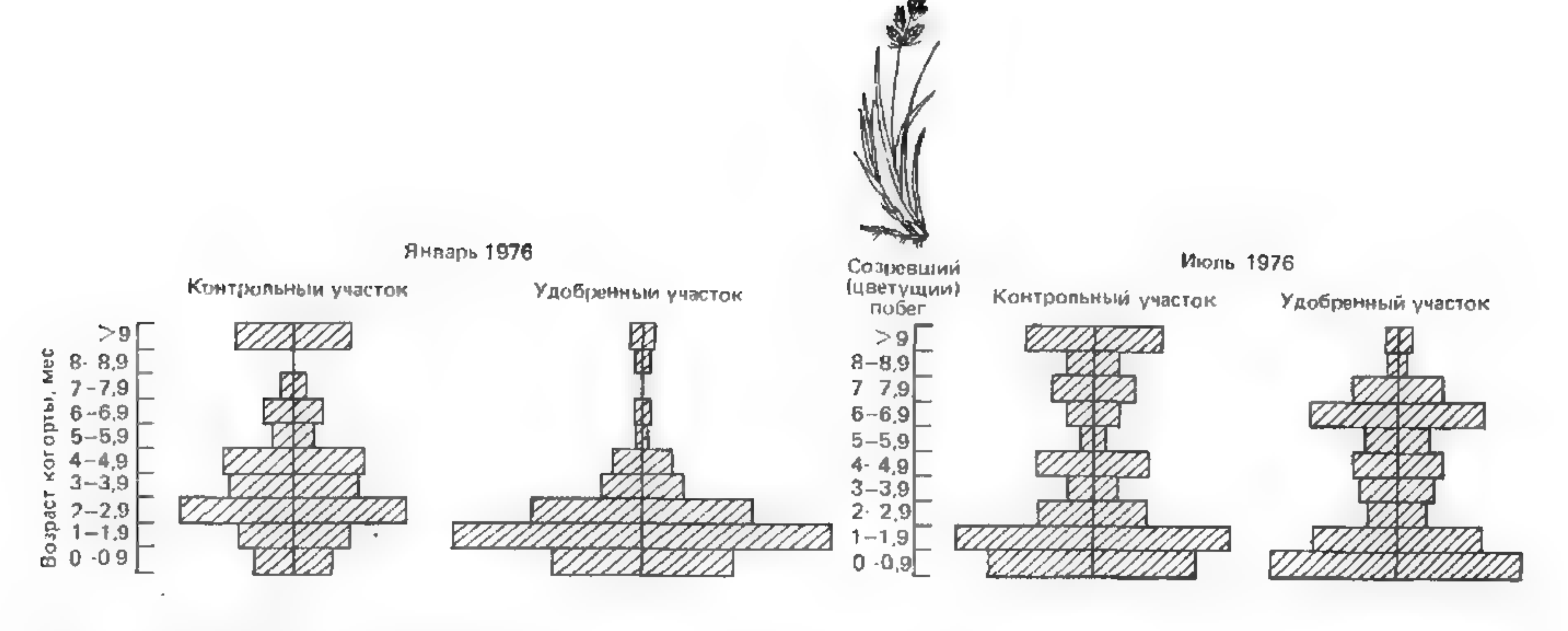
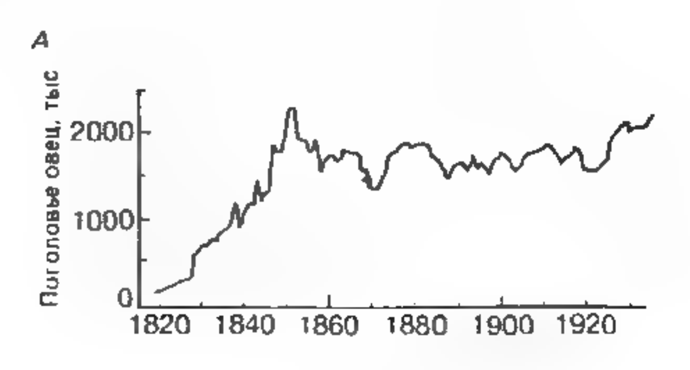
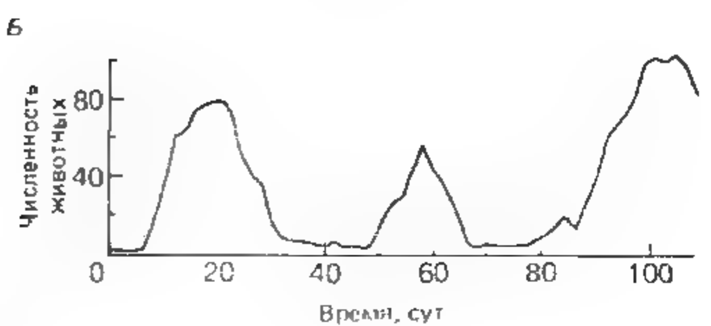


Рис. 4.3. Возрастной состав клонов песчаной осоки *Carex arenaria*, растущих на песчаных дюнах Северного Уэльса (клоны состоят из разновозрастных побегов). Внесение минеральных удобрений приводит к тому, что этот возрастной состав изменяется: в клонах начинают преобладать молодые побеги, а побеги старших возрастов отмирают. (По Noble et al., 1979.)





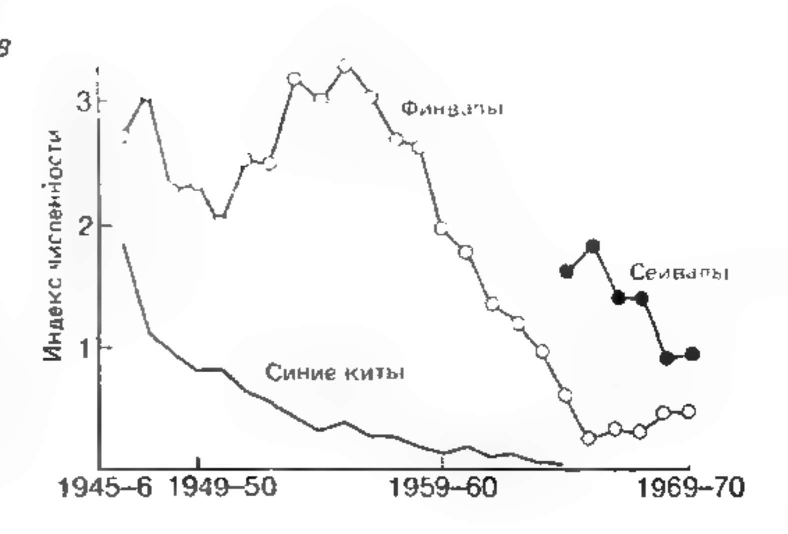


Рис. 4.4. Изменения численности популяций. *А*. Овцы на о. Тасмания: подъем численности и ее относительная стабилизация (за которой следуют довольно незначительные колебания). (По Davidson, 1938.) *Б*. Периодические колебания численности *Daphnia magna*. (По Pratt, 1943.) *В*. Падение численности трех видов китов в Антарктике (по изменениям «индекса численности» — числа убитых китов, приходящегося на 1 тыс. судо-тонно-суток). (По Gulland, 1971.)

личественно. Это означает подсчет индивидуумов (а когда это необходимо, то и модулей). Среди модулярных организмов зачастую невозможно распознать отдельные генеты: части таких организмов нередко обособляются, а клоны перемешиваются. В таком случае возможен только подсчет модулей.

В оставшейся части этой главы будут рассмотрены и сформулированы в количественной форме законы рождаемости, смертности и модулярного роста. Многие исследования, однако, не касаясь собственно оценок рождаемости и смертности, затрагивают только их последствия, т. е. общую численность имеющихся особей и закономерности изменения этой численности во времени. Ясно, что такие исследования не очень-то глубоки, но все же и они часто бывают небесполезны. Рис. 4.4, *А*, например, показывает, что с 1820 по 1850 гг. число овец в Тасмании неуклонно возрастало, а впоследствии, испытывая некоторые коле-

бания, удерживалось примерно на одном и том же уровне. Из рис. 4.4, *Б* видно, что численность дафний в экспериментальном сосуде претерпевала незатухающие периодические колебания с периодом продолжительностью около 40 сут. А на рис. 4.4, *В* показано происходившее в последние десятилетия снижение численности трех видов китообразных. Разумеется, наиболее ценные работы дают сведения *как* о численности особей, *так* и о влияющих на эту численность процессах.

Термин *популяция* используют обычно для обозначения изучаемой группы особей одного вида. При этом то, что подразумевается под популяцией, варьирует в зависимости от объекта и характера исследования. В некоторых случаях популяция бывает очерчена совершенно отчетливо; так, например, считается, что колюшки, населяющие небольшое однородное изолированное озеро, как раз и составляют «популяцию колюшек данного озера». В других же случаях границы популяции устанавливаются сообразно цели или удобству исследования: можно, скажем, изучать популяцию липовой тли, населяющую один-единственный лист, одно дерево, отдельный древостой или целый лесной массив. Бывает и так (и, кстати, нередко), что особи размещены повсюду на весьма обширном пространстве, и исследователь вынужден проводить границы своей «популяции» совершенно произвольно. Как раз в этом случае особенно уместно понятие *плотности* популяции. Ее определяют обычно как «число особей в пересчете на единицу площади», но в определенных обстоятельствах скорее подойдет «число особей в пересчете на один лист», «число особей на одного хозяина» или какая-нибудь другая мера.

Самый бесхитростный способ определения численности популяции — это простой подсчет всех имеющихся особей. Так можно поступить со многими растениями; можно пересчитать и животных — если это животные сидячие или крайне малоподвижные или если они достаточно крупные, хорошо заметные и легко различимые для того, чтобы можно было «просмотреть» всю популяцию, никого не упустив и никого не сосчитав дважды. Но и тогда, когда такие «поголовные переписи» осуществимы, они зачастую требуют больших затрат времени и квалифицированного труда.

Есть и другие способы оценки численности. Из них самый распространенный — подсчет особей в выборках. Пробные выборки, подвергаемые пересчету, соответствуют одной или нескольким (последнее гораздо предпочтительнее) небольшим частям изучаемой популяции. Части эти бывают приурочены к участкам вполне определенного размера и выбираются обычно случайным образом, дабы они давали правильное представление о популяции в целом. Если изучаемые растения и животные живут на поверхности почвы, то пробной (учетной) единицей слу-

жит обыкновенно небольшой участок — *«квадрат»* (так же именуется и квадратная или прямоугольная рамка, применяемая для обозначения границ пробной площадки). Если организмы обитают в почве, то пробной (учетной) единицей бывает обычно определенный объем почвы, а если они живут в толще озерной воды — то определенный объем воды; при изучении насекомых-фитофагов такой единицей служит одно типичное растение или лист, и т. д. В каждом из этих случаев все особи или модули, попадающие в пределы очередного пробного участка (точнее, пробной единицы), пересчитываются (предполагается при этом, что в процессе подсчета эти особи или модули пробного участка не покидают). Из данных, получаемых в результате такого выборочного обследования, сразу же выводятся оценки плотности популяции. Плотность же можно затем пересчитать в общую численность (если, например, при изучении организмов, связанных с поверхностью почвы, известно отношение общей площади пробных площадок к площади всей занятой популяцией территории). Подробное описание выборочных методов, как и методов определения численности вообще, читатель сможет найти в одном из многочисленных методических руководств по экологии (например, Southwood, 1978a; Kershaw, 1973)[1].

Для оценки общей численности или плотности популяций животных (именно животных, но не растений!) применяют еще два способа. Первый из них известен как «метод повторного отлова». Состоит он в простейшем случае в следующем. В результате облова популяции из нее получают случайную выборку особей; этих особей метят, чтобы впоследствии их можно было опознать, и выпускают, дабы они смешались со всеми остальными членами популяции. Затем ту же популяцию облавливают повторно и получают еще одну случайную выборку. Общую численность можно оценить по величине той доли, которая в этой второй выборке приходится на меченых особей. Грубо говоря, если изучаемая популяция сравнительно малочисленна, то доля меченых особей в повторной выборке будет высокой, а если популяция сравнительно многочисленна — низкой. Подробности приводятся в работе Бигона (Begon, 1979).

Второй способ состоит в использовании какого-либо *индекса* (показателя) численности. Значение такого индекса может кое-что сообщить об *относительной* величине популяции, но, взятое само по себе, едва ли позволит судить о ее абсолютной численности. Можно, например, оценивать относительную численность

---

[1] На русском языке можно рекомендовать также книги: *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. — Л.: «Наука», 1969, 232 с., *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. — М.: «Мир», 1967, 358 с., *Коли Г.* Анализ популяций позвоночных. — М.: «Мир», 1979, 362 с. — *Прим. ред.*

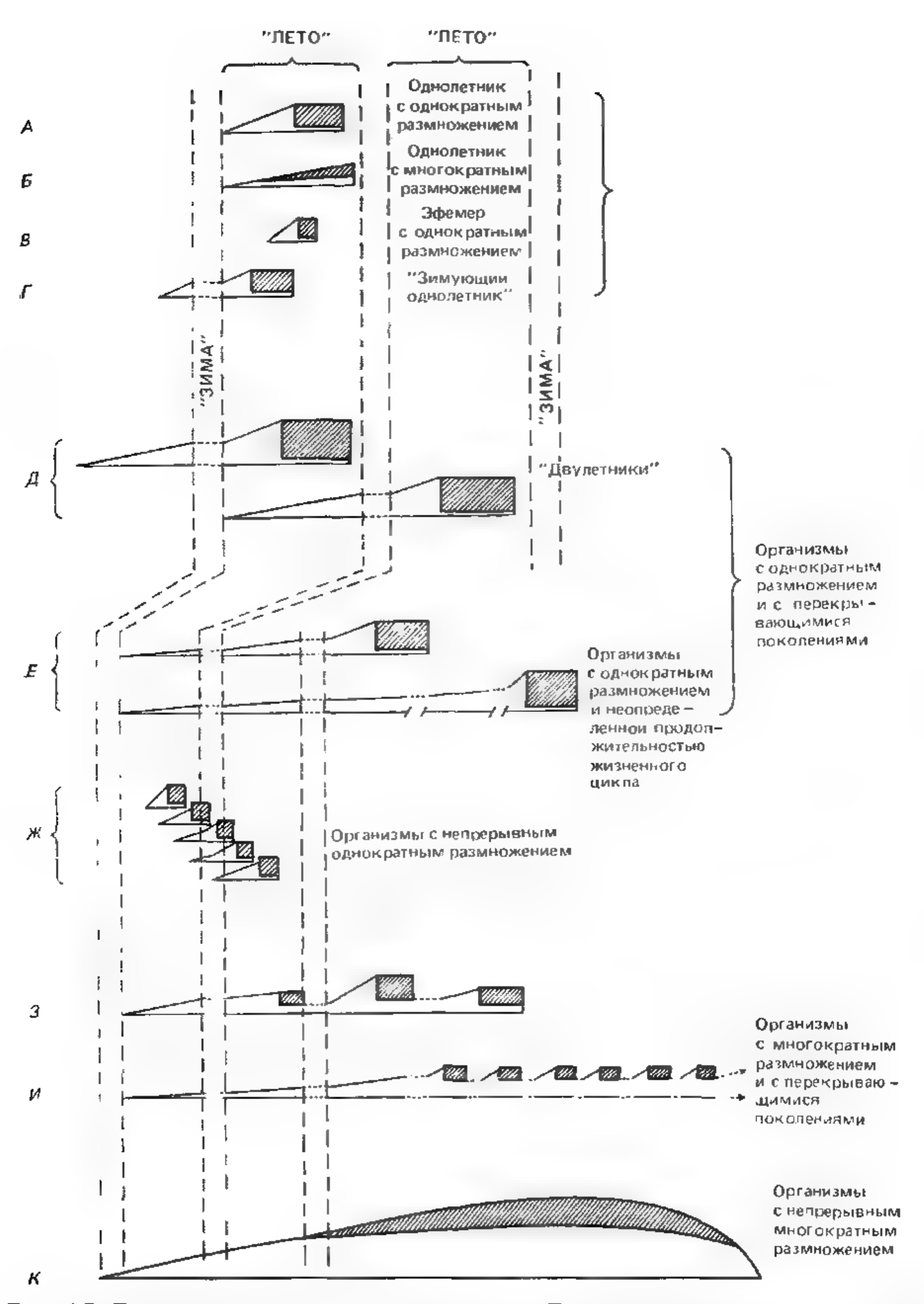


Рис. 4.5. Различные типы жизненных циклов. Длина полосы в каждом случае отражает продолжительность жизни особи, а высота — размер тела. Толщина закрашенного фрагмента соответствует доле наличных ресурсов, направляемой на размножение. Организмы с однократным размножением уделяют ему бóльшую часть ресурсов (во время размножения), но вскоре после этого отмирают. Организмы с многократным размножением во время очередной репродуктив-

плодовых мух, регистрируя число особей, ежедневно прилетающих на стандартную приманку. На рис. 4.4, *В* приведен еще один пример. Каждый из трех изображенных графиков показывает изменение индекса численности китов — числа добытых экземпляров, приходящегося на единицу промыслового усилия (которое измеряется в данном случае в «судо-тонно-сутках»; эта мера учитывает число судов, тоннаж каждого судна и продолжительность участия каждого из судов в китобойном промысле). При всех своих недостатках даже индексы численности могут предоставить в распоряжение исследователя ценную информацию.

4.4. Жизненные циклы и количественное описание рождаемости и смертности

Таблицы выживания, кривые выживания и возрастные таблицы плодовитости.

Осознав всю сложность организации особи и необходимость определения численности популяций, можно перейти к изучению закономерностей рождаемости, смертности и роста. Все они в значительной степени отражают особенности жизненного цикла организма. Жизненные циклы распадаются на пять основных типов (но есть, конечно, и множество таких жизненных циклов, которые в рамки этой простой классификации не укладываются). Процессы рождаемости, смертности и роста организмов с разнообразными жизненными циклами будут довольно подробно обсуждаться в последующих разделах настоящей главы. Основные типы жизненных циклов изображены в виде условных диаграмм на рис. 4.5.

Способ представления данных, наиболее часто используемый при изучении закономерностей смертности (и соответственно выживания) — это составление *таблицы выживания.* В ряде случаев эти таблицы позволят нам вычертить *кривые выживания.* Такая кривая отражает происходящее с течением времени снижение численности группы особей, появившихся на свет (родившихся, выклюнувшихся, вылупившихся, вылетевших и т. п.) в одно и то же время; можно считать ее и графиком, показывающим вероятность того, что типичная новорожденная особь

ной фазы обычно расходуют на размножение меньшую долю ресурсов, зато нередко выживают и участвуют в размножении и в дальнейшем. Особенности большей части жизненных циклов должны быть сами собой понятны из диаграмм и из названий. При однократном размножении с перекрыванием поколений жизненные циклы могут всегда укладываться в два (или три и т. д.) года (см., например, диаграмму *Д*), а могут и не обладать какой-либо фиксированной продолжительностью. При многократном размножении с перекрыванием поколений жизненные циклы бывают как сравнительно непродолжительными (*З*), так и весьма продолжительными (*И*)

доживет до того или иного возраста. Одновременно с построением таблиц выживания часто выявляют и закономерности рождаемости в группах особей различного возраста. Эти закономерности изображают в виде так называемых *возрастных таблиц плодовитости.*

Значение таблиц выживания, кривых выживания и возрастных таблиц плодовитости чрезвычайно велико, ибо в них содержится тот исходный материал, из которого складывается уже обсуждавшийся «непреложный экологический факт». Без них едва ли можно рассчитывать на понимание причин возникновения тех или иных значений $N_п$ интересующих нас популяций, еще менее того — на предсказание значений N_t.

4.5. Организмы с однолетним циклом

Однократное и многократное размножение.

Для завершения любого из годовых жизненных циклов (рис. 4.5, *А* *Г*) требуется около 12 мес или несколько меньший срок. Как правило, в определенное время года каждая из входящих в состав популяции особей принимает участие в размножении, но еще до наступления нового сезона размножения (в следующем году) погибает. Поколения таких особей называют поэтому *неперекрывающимися* (в том смысле, что любое поколение отделено от всех прочих); перекрываются они лишь во время и сразу же после сезона размножения, когда размножающиеся взрослые особи сосуществуют со своим новорожденным потомством. Организмы с неперекрывающимися поколениями — это вовсе не обязательно однолетники: продолжительность существования их поколений может быть и иной. Но в большинстве случаев это все же организмы с однолетним циклом, видимо, из-за того, что регулярно повторяющиеся годовые климатические циклы оказывают сильнейшее синхронизирующее воздействие. У одних однолетников каждая особь принимает участие в размножении лишь один раз в жизни, после чего погибает; особи других однолетников размножаются многократно — либо в течение определенного сезона, либо круглый год.

4.5.1. Организмы с простым однолетним циклом: когортные таблицы выживания

Столбцы таблицы выживания. — Значения k. — Возрастная таблица плодовитости. — Основной коэффициент воспроизводства R_0. — Таблица выживания популяции растений, построенная не по стадиям развития, а по возрастным классам. — Для построения правдоподобной картины динамики популяции нужны данные за ряд лет. — Возрастная динамика смертности: кривые

выживания. — Классификация кривых выживания. — «Смерть до рождения». — Использование логарифмов. — Примеры однократного и многократного размножения.

Примером организма с однолетним циклом может служить довольно широко распространенный в Европе представитель саранчевых — кобылка *Chorthippus brunneus*. В конце весны из яиц кобылки вылупляются нимфы первого возраста, которые питаются, растут и в конце концов превращаются в нимф второго возраста — более крупных, но в остальном похожих на нимф первого возраста. Потом следуют еще две нимфальные стадии, и, наконец, в середине лета нимфы четвертого возраста линяют и превращаются в крылатых взрослых особей. Взрослые самки откладывают яйца в почву кучками (так называемые «кубышки», примерно по 11 яиц каждая); а к середине ноября все взрослые особи, как правило, погибают, и тем самым существование очередного поколения завершается. Тем временем, однако, вступает в жизнь следующее поколение: начинается развитие яиц, продолжающееся до следующей весны, когда из них снова выходят нимфы первого возраста.

Табл. 4.1 (Richards, Waloff, 1954) представляет собой таблицу выживания и возрастную таблицу плодовитости, которые построены применительно к обособленной популяции *C. brunneus* из окрестностей Аскота (Англия). Такая таблица называется «когортной» (или «динамической», «горизонтальной»), потому что в ней прослежена история существования одной-единственной когорты особей (от момента появления ее на свет до момента гибели последнего индивидуума). Когортой называют группу особей, родившихся в течение какого-то одного непродолжительного промежутка времени. При изучении однолетнего организма, подобного *C. brunneus*, другого способа построения таблицы выживания не существует.

В первом столбце табл. 4.1 перечислены и пронумерованы все выделяемые стадии жизненного цикла. Во втором столбце (a_x) указаны главные из полученных Ричардсом и Уолоффом исходных данных: общая численность популяции на каждой из возрастных стадий. Со столбцом a_x всякий раз бывает связана определенная сложность, а именно: содержащиеся в нем сведения отражают состояние вполне определенной популяции во вполне определенное время, отчего сравнения с другими популяциями и с другими годами крайне затруднительны. По этой причине исходные данные определенным образом стандартизованы и сведены в столбец l_x. Его венчает значение l_0, равное 1,000; все последующие значения l_x получены в результате аналогичного преобразования (например, $l_2 = 2529 \times 1{,}000/44000 = 0{,}0575$). Таким образом, хотя значение a_0, равное 44 000, характеризует лишь этот конкретный набор данных, l_0 равно 1,000

Таблица 4.1. Таблица выживания когорты кобылки *Chorthippus brunneus*. Смысл столбцов объяснен в тексте. (По Richards, Waloff, 1954.)

	Число особей в начале каждой из стадий	Часть когорты, доживающая до начала каждой из стадий	Часть когорты, погибающая на каждой из стадий	Коэффициент смертности				Число яиц, отложенных на каждой из стадий	Число яиц, отложенных на каждой из стадий, в пересчете на особь, дожившую до начала стадии	Число яиц, отложенных на каждой из стадий, в пересчете на новорожденную особь
Возрастная стадия (x)	a_x	l_x	d_x	q_x	$\lg a_x$	$\lg l_x$	$\lg a_x - \lg a_{x+1} = k_x$	F_x	m_x	$l_x m_x$
Яйца (0)	44 000	1,000	0,920	0,92	4,64	0,00	1,09	—	—	—
Нимфа I (1)	3513	0,080	0,022	0,28	3,55	—1,09	0,15	—	—	—
Нимфа II (2)	2529	0,058	0,014	0,24	3,40	—1,24	0,12	—	—	—
Нимфа III (3)	1922	0,044	0,011	0,25	3,28	—1,36	0,12	—	—	—
Нимфа IV (4)	1461	0,033	0,003	0,11	3,16	—1,48	0,05	—	—	—
Взрослые особи (5)	1300	0,030	—	—	3,11	—1,53	—	22 617	17	0,51

$$R_0 = \Sigma l_x m_x = (\Sigma F_x)/a_0 = 0{,}51$$

во всех подобных наборах, что делает их сравнимыми. Каждое из значений l_x лучше всего интерпретировать как часть когорты, доживающую до начала соответствующей возрастной стадии.

Чтобы составить более отчетливое представление о смертности, в отдельном столбце указываются величины d_x, показывающие, какая часть когорты погибает в течение каждой из стадий: d_x — это просто-напросто разность между l_x и l_{x+1} (например, $d_1 = 0{,}080 - 0{,}058 = 0{,}022$). Рассчитаны также и постадийные *коэффициенты* смертности (q_x). Это не что иное, как отношения d_x к l_x: так, например, значение q_3 (части особей, погибающих в течение третьей нимфальной стадии) составляет $0{,}011/0{,}044 = 0{,}25$. Заметим, кстати, что каждое из q_x можно интерпретировать как «средний шанс», т. е. вероятность того, что в течение соответствующей стадии особь погибнет. Следовательно, q_x — это то же самое, что и $(1 - p_x)$, где через p_x обозначена вероятность выживания в течение той же стадии; иначе говоря, доля особей погибших и доля особей выживших в сумме должны всегда давать единицу.

Преимущество d_x состоит в том, что их значения можно складывать: например, часть когорты, отмершая на нимфальных стадиях, составила $d_1 + d_2 + d_3 + d_4$ ($= 0{,}050$). Недостаток же их состоит в том, что отдельное значение d_x, взятое само по себе, не дает никакого представления об интенсивности или действительной роли смертности на соответствующей возрастной стадии. Причина в следующем: чем больше особей, тем больше их может и умереть и тем больше соответственно могут быть значения d_x. С другой стороны, значение q_x — это превосходная мера интенсивности смертности. В разбираемом примере из столбца значений q_x становится ясно, что на протяжении всех ранних нимфальных стадий смертность оставалась практически неизменной; из столбца d_x такого вывода сделать нельзя. У значений q_x есть и недостаток: их нельзя складывать — сумма $q_1 + q_2 + q_3 + q_4$ не равна суммарному коэффициенту смертности нимф. Впрочем, все преимущества сочетаются в показателе k_x (Haldane, 1949; Varley, Gradwell, 1970), значения которого образуют последний столбец таблицы выживания. Согласно определению, k_x — это просто-напросто $\lg a_x - \lg a_{x+1}$, или, что то же самое, $\lg(a_x/a_{x+1})$; его иногда называют «интенсивностью смертности». Значения k_x, как и значения q_x, характеризуют «интенсивность» (или относительную скорость) гибели особей (что можно видеть из табл. 4.1); однако же их в отличие от q_x можно складывать — эта процедура вполне законна. Так, например, интенсивность гибели особей (значение k) в пересчете на всю нимфальную фазу составляет $0{,}15 + 0{,}12 + 0{,}12 + 0{,}05 = 0{,}44$, что равно также значению разности $\lg a_1 - \lg a_5$. Заметим попутно, что k_x можно рассчитать не только по значениям a_x, но и по значениям l_x (табл. 4.1); заметим еще и то, что k_x, подобно l_x, стан-

дартизованы, а потому пригодны для сравнения по ним совершенно различных наборов аналогичных данных. Значениями k_x мы будем неоднократно пользоваться и в этой главе, и в последующих.

Возрастная таблица плодовитости (три последних столбца табл. 4.1) начинается со столбца исходных данных (F_x); в нем указывается общая численность яиц, отложенных на каждой из возрастных стадий. Затем следует столбец m_x, в котором приводятся значения индивидуальной плодовитости (точнее рождаемости), т. е. среднего числа откладываемых яиц, приходящегося на одну дожившую до начала соответствующей стадии особь. (Заметим, что число яиц в пересчете на одну *самку* должно быть примерно в два раза больше этого значения.) В рассматриваемом случае в размножении участвовали только взрослые особи, и поэтому в возрастной таблице плодовитости ненулевые значения стоят лишь в самой последней строке — той самой, что соответствует взрослым особям.

По всей видимости, важнейшим итоговым показателем, который можно получить из таблицы выживания и из возрастной таблицы плодовитости, является *основной коэффициент воспроизводства* (обозначаемый через R_0). Это среднее число потомков, произведенных за все время существования когорты одной особью, существовавшей в момент отрождения когорты. Следовательно, у организмов с однолетним жизненным циклом и неперекрывающимися поколениями R_0 характеризует общую величину повышения или падения численности популяции за одно поколение. (Как мы увидим в разд. 4.7, в случае перекрывания поколений или непрерывного размножения особей дело обстоит не так просто.)

Существуют два способа вычисления R_0. Первый способ — расчет по формуле

$$R_0 = (\Sigma F_x)/a_0,$$

т. е. путем деления общего числа яиц, отложенных за все время существования одного поколения, на первоначальную численность того же поколения (ΣF_x означает сумму всех значений из столбца F_x). Впрочем, более распространенный способ вычисления R_0 — это расчет по формуле

$$R_0 = \Sigma l_x m_x,$$

т. е. путем сложения числа яиц, отложенных «средней» особью, существовавшей в момент отрождения когорты, на каждой из последовательных возрастных стадий (при этом суммируются значения, образующие последний столбец возрастной таблицы плодовитости). Как видно из табл. 4.1, использование любой из этих формул приводит к одному и тому же значению основного коэффициента воспроизводства.

В табл. 4.2 приведены еще одна когортная таблица выживания и соответствующая возрастная таблица плодовитости; на сей раз они относятся к популяции однолетнего растения *Phlox drummondii* из округа Никсон (Техас) (Leverich, Levin, 1979). Основное отличие табл. 4.2 от табл. 4.1 становится очевидным при сравнении их первых столбцов. Леверих и Левин подразделяли жизненный цикл флокса не на ряд стадий развития, а на ряд *возрастных классов*. Еще перед прорастанием они не один раз пересчитывали семена, а после прорастания через определенные промежутки времени пересчитывали растения; подсчеты продолжались до тех пор, пока все флоксы не отцвели и не засохли. Преимущество выделения возрастных классов состоит в том, что оно позволяет исследователю детально изучить динамику отрождения и гибели особей *в пределах* одной стадии развития; недостаток же заключается в том, что возраст особи — это вовсе не обязательно наилучший или даже удовлетворительный показатель ее «биологического статуса». У кузнечиков, например, скорость развития зависит от температуры тела, которую они регулируют, подставляя тело прямому солнечному свету. В результате облачным летом 20-дневный кузнечик может оказаться на второй нимфальной стадии, а солнечным летом — на четвертой. Точно так же у многих долгоживущих растений (см. ниже) особи одного и того же возраста могут активно размножаться, могут расти (вегетировать), но не размножаться, а могут и не расти, и не размножаться. В подобных случаях, конечно же, более уместно подразделение жизненного цикла, основанное на выделении стадий развития (а не возрастных классов). В других же случаях взвешивание всех достоинств и недостатков убеждает исследователей в целесообразности выделения возрастных классов. Принимая решение о разбиении популяции флокса на последовательные возрастные классы, Леверих и Левин исходили из того, что стадий развития у флокса немного, что по мере прохождения каждой из стадий рождаемость и(или) смертность заметно изменяются и что вся популяция флокса развивается синхронно.

Из табл. 4.2 видно, что выделение возрастных классов позволило очень подробно проследить динамику плодовитости и смертности в данной популяции. (Обратите внимание на то, что из-за неодинаковой продолжительности возрастных интервалов все q_x и k_x пришлось пересчитать в «суточные» значения.) Динамика плодовитости изображена в виде графиков на рис. 4.6. Ход изменения возрастной индивидуальной плодовитости m_x (числа потомков, произведенных в течение данного возрастного промежутка, в пересчете на одну дожившую до начала этого промежутка особь) обнаруживает существование предрепродуктивного периода, постепенное возрастание до максимума, а затем стремительный спад. Динамика репродуктивного усилия всей попу-

Таблица 4.2. Таблица выживания когорты *Phlox drummondii*. Смысл столбцов объяснен в тексте. (по Leverich, Levin, 1979.)

Возрастной интервал, сут	Число особей, доживающих до дня x	Часть когорты, доживающая до дня x	Часть когорты, отмирающая в течение интервала	Коэффициент смертности в пересчете на 1 сут		Интенсивность гибели в пересчете на 1 сут			
$x-x'$	a_x	l_x	d_x	q_x	$\lg l_x$	k_x	F_x	m_x	$l_x m_x$
0—63	996	1,000	0,329	0,005		0,003	—	—	—
63—124	668	0,671	0,375	0,009	—0,17	0,006	—	—	—
124—184	295	0,296	0,105	0,006	—0,53	0,003	—	—	—
184—215	190	0,191	0,014	0,002	—0,72	0,001	—	—	—
215—264	176	0,177	0,004	0,001	—0,75	0,001	—	—	—
264—278	172	0,173	0,005	0,002	—0,76	0,001	—	—	—
278—292	167	0,168	0,008	0,003	—0,78	0,002	—	—	—
292—306	159	0,160	0,005	0,002	—0,80	0,001	53,0	0,33	0,05
306—320	154	0,155	0,007	0,003	—0,81	0,001	485,0	3,13	0,49
320—334	147	0,148	0,043	0,021	—0,83	0,011	802,7	5,42	0,80
334—348	105	0,105	0,083	0,057	—0,98	0,049	972,7	9,26	0,97
348—362	22	0,022	0,022	1,000	—1,66	—	94,8	4,31	0,10
362	0	0	—			—	—	—	
							2408,2		2,41

$$R_0 = \Sigma l_x m_x = (\Sigma F_x)/a_0 = 2{,}41$$

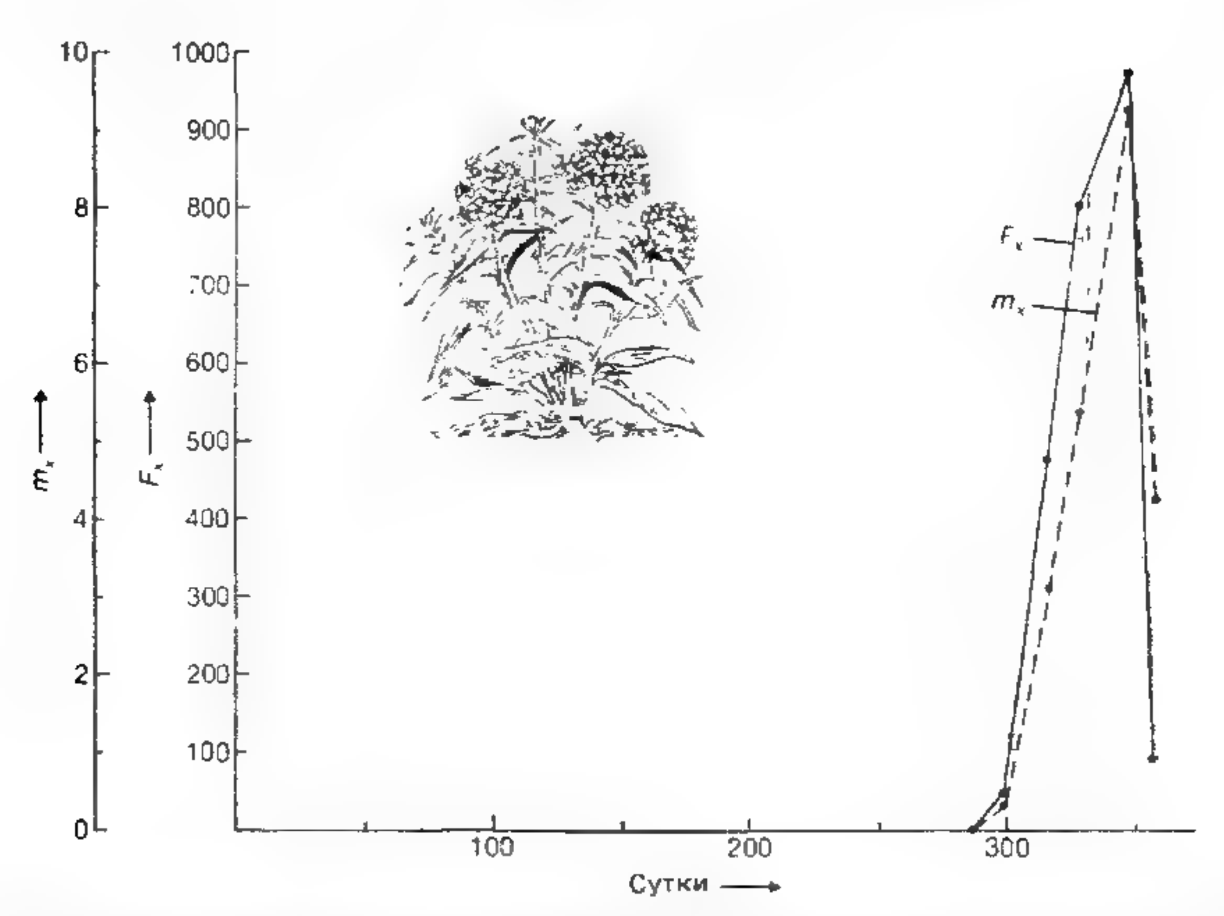


Рис. 4.6. Динамика размножения *Phlox drummondii*: показаны изменения числа семян, приходящегося на одно растение (m_x), и числа семян, производимых всей популяцией (F_x). Соответствующие кривые имеют различную форму, потому что число оставшихся в живых растений со временем убывает. (По Leverich, Levin, 1979.)

ляции (т. е. возрастной популяционной плодовитости), F_x, в значительной мере повторяет динамику m_x, но учитывает еще и то, что при изменении возрастной индивидуальной плодовитости общая численность популяции постепенно сокращалась. Такое сочетание плодовитости и выживания — существенное достоинство показателя F_x; тем же достоинством обладает и показатель R_0 (основной коэффициент воспроизводства). Оно еще раз подчеркивает то обстоятельство, что успех размножения в действительности зависит как от репродуктивного потенциала особей, так *и* от их выживания.

В примере с флоксом значение R_0 составило 2,4. Это означает, что за одно поколение численность популяции возросла в 2,4 раза. У кобылки *Chorthippus brunneus* это значение составило 0,51 (т. е. за одно поколение численность популяции сократилась до 0,51 от прежней величины). Если бы в цепи поколений эти значения оставались неизменными, то популяция флокса, становясь все многочисленнее и многочисленнее, вскоре покрыла бы собой весь земной шар, а популяция кобылки, быстро сокращаясь, вскоре бы исчезла. Ничего подобного, однако, пока не произошло. Причины, по которым это не произошло, мы обсудим в последующих главах. Сейчас же важно понять следую-

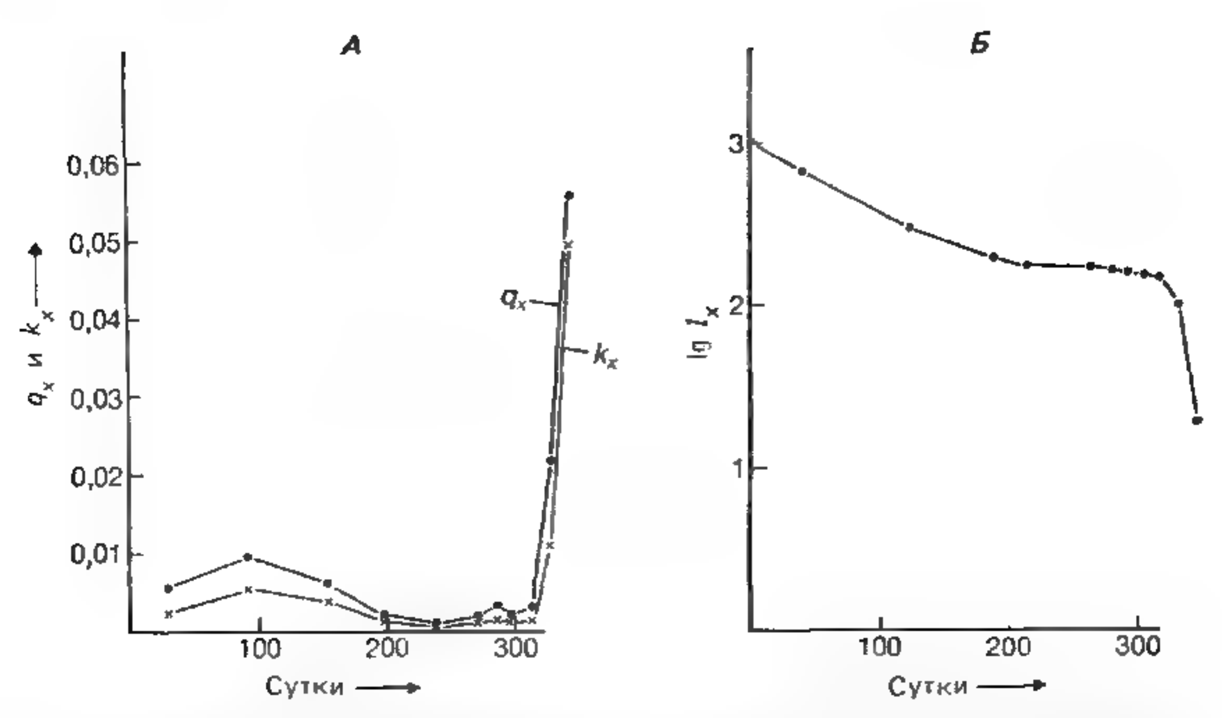


Рис. 4.7. Динамика смертности и выживания *Phlox drummondii* по ходу его жизненного цикла. *А*. Повозрастная суточная смертность (q_x) и суточная интенсивность гибели (k_x). *Б*. Кривая выживания: зависимость $\lg l_x$ от возраста. (По Lewerich, Levin, 1979.)

щее: судя по приведенным значениям R_0, табл. 4.1 и 4.2 должны быть нетипичны. Иными словами, таблицы выживания и возрастные таблицы плодовитости, будь они составлены в разные годы, характеризовались бы весьма и весьма различными возрастными изменениями плодовитости и смертности. Следовательно, для получения сбалансированного и правдоподобного описания жизни и смерти кобылок, флоксов и любых других организмов обязательно нужны данные за несколько (или много) лет.

Динамика смертности особей в популяции флокса отражена на рис. 4.7, *А*; при этом использованы оба показателя смертности — k_x и q_x. В начале стадии семени смертность была довольно высока, но к концу ее сильно снизилась. У выросших из семян растений смертность некоторое время колебалась возле сравнительно невысокого уровня, а затем, наконец, намного и стремительно возросла; это возрастание пришлось на самые последние недели существования поколения. На рис. 4.7, *Б* та же самая динамика смертности отображена в ином виде — с помощью *кривой выживания*, показывающей происходящее по мере старения поколения падение значения $\lg l_x$. Когда смертность примерно постоянна, кривая выживания прямолинейна; когда смертность возрастает, кривая выпукла, а когда убывает — вогнута. Так, например, в конце стадии семени кривая выживания вогнута, а в конце периода существования поколения — выпукла. Построение кривых выживания — это наиболее употребительный способ изображения возрастной динамики смертности.

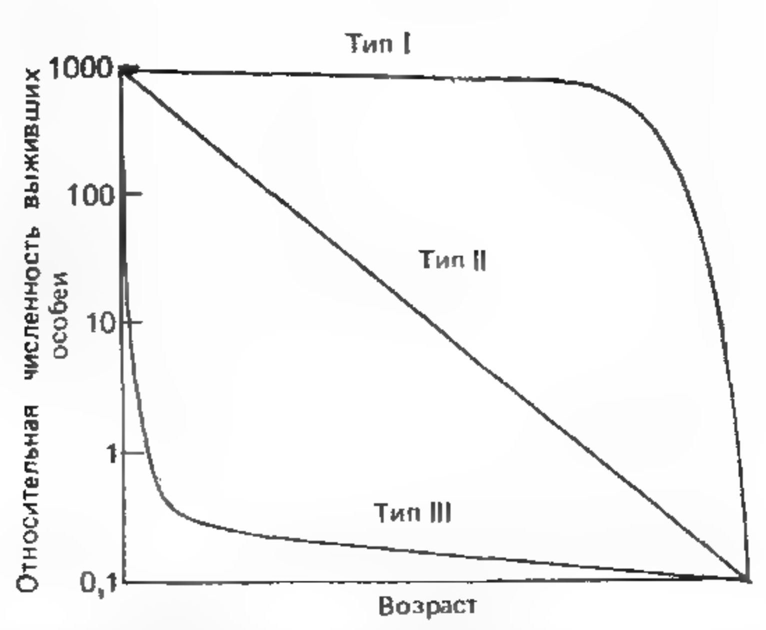


Рис. 4.8. Классификация кривых выживания (по Pearl, 1928 и Deevey, 1947). Тип I — кривая выживания выпуклая; она, по-видимому, более всего уместна для описания динамики народонаселения зажиточных стран и выживания животных, содержащихся в «тепличных» условиях в зоопарках. Такая кривая соответствует тем случаям, когда бо́льшая часть поколения погибает в конце периода, продолжительность которого равна максимальной продолжительности жизненного цикла. Тип II — кривая выживания прямолинейна; это свидетельствует о том, что вероятность гибели особи с возрастом не изменяется. Такая кривая может оказаться вполне пригодной для описания динамики «вкладов», хранящихся в погребенных «семенных банках» ряда растений. Тип III — кривая выживания вогнута; это говорит о том, что в раннем возрасте смертность очень велика и что те особи, которые этот период повышенной смертности переживают, в дальнейшем вымирают медленно. Примером могут служить многие морские рыбы: они выметывают миллионы икринок, из которых лишь очень немногим удается пройти весь цикл развития и превратиться во взрослых рыб.

Попытку классификации кривых выживания предпринял Пирл. В его часто упоминаемой работе (Pearl, 1928) выпуклые, прямолинейные и вогнутые кривые выживания отнесены соответственно к «типам» I, II и III (рис. 4.8); эта же классификация довольно обстоятельно обсуждается в работе Диви (Deevy, 1947). На деле же, однако, большая часть кривых выживания, полученных в итоге наблюдения за организмами в течение всей их жизни, не укладывается целиком ни в один из этих «типов». Обычно эти кривые выглядят иначе: подобно кривой выживания флокса, они состоят из частей различной формы, соответствующих последовательным стадиям.

Как правило, кривые выживания показывают изменения численности особей с момента рождения до полного вымирания. При этом целиком выпадает из виду стадия, на которой подчас происходит массовое отмирание особей, имеющее большое экологическое значение. Жизнь любого индивидуума начинается с образования зиготы; у млекопитающих и семенных растений ранние стадии развития протекают в материнском организме. Уже на этом этапе между индивидуумами может возникнуть

конкуренция — ведь развивающиеся зародыши состязаются за ограниченные ресурсы материнского организма. Те из них, кому не удается добыть необходимые ресурсы, резорбируются материнским организмом или же прекращают рост и абортируются. Об этой части кривой выживания большинства животных и растений сведений на удивление мало; впрочем, в работе Винса (Wiens, 1984) приводятся данные о том, что у однолетних растений доля «выкидышей» составляет примерно 15% от общего числа семязачатков, а у многолетних — примерно 50%. У человека до рождения доживают лишь около 31% зигот (Biggers, 1981).

Читатель, возможно, уже заметил, что масштаб, отложенный на оси *y* на рис. 4.7, *Б* — логарифмический и что использование логарифмов при построении кривых выживания весьма существенно. Лучше всего пояснить это на примере двух воображаемых работ по изучению одной и той же популяции. В первом исследовании пересчитывается вся популяция, а во втором — только выборки из нее, эквивалентные одной десятой ее части (при этом о величине этой части исследователь ничего не знает). Допустим, что в первом случае результат подсчета за определенный временной интервал снижается с 1000 до 500 особей. Тогда во втором случае «индекс плотности» должен понизиться со 100 до 50. Наклон *арифметической* кривой выживания будет равен —500 в первом случае, но лишь —50 во втором, хотя оба они *биологически* идентичны, т. е. вероятность гибели одного индивидуума (удельная смертность) в обоих случаях одна и та же. Если же, однако, построить логарифмические кривые выживания, то эта идентичность будет отражена: наклон в обоих случаях составит —0,301. Таким образом, использование логарифмов наделяет кривые выживания тем же полезным свойством, которым по определению обладают «удельные показатели» вроде q_x, k_x и m_x. (Попутно заметим, что выражение численности в логарифмическом масштабе позволит уловить также и равенство удельных скоростей увеличения численности.) По этим причинам при графическом изображении изменений численности популяций мы будем часто отдавать логарифму численности предпочтение перед численностью как таковой.

И наконец, между кобылкой и флоксом существует еще одно различие, которого из табл. 4.1 и 4.2 не видно. Сезон размножения популяции флокса длится 56 дней, но каждое отдельное растение размножается лишь однажды. У каждого флокса бывает одна-единственная репродуктивная фаза, в течение которой одновременно (или почти одновременно) созревают все его семена. Сезон размножения растянут из-за того, что различные особи вступают в эту фазу в разное время. Кобылки же, напротив, размножаются многократно. Каждая взрослая самка при условии, что она живет достаточно долго, оставляет множество кладок (кубышек); отдельные кладки бывают разделены проме-

жутком продолжительностью в одну неделю или несколько более. В перерывах между откладками очередных кубышек в организме интенсивно протекают метаболические процессы и накапливаются запасные вещества.

Однолетние растения чаще всего размножаются один раз в жизни; для животных же более характерно многократное размножение. Имеются, впрочем, и исключения. Например, самки пресноводных равноногих раков *Asellus aquaticus* обычно выметывают одну порцию икры. Всю свою кладку они носят под брюшком, «высиживая» ее до тех пор, пока из яиц не выклевывается молодь, способная к самостоятельному существованию. И даже если по какой-либо причине эта кладка не будет оплодотворена, самка, размножающаяся лишь один раз в жизни, погибнет, но новой кладки так никогда и не отложит. Напротив, многие однолетние растения размножаются в отличие от флокса многократно: они впервые зацветают еще совсем маленькими и продолжают расти, зацветать и приносить семена до тех пор, пока не погибают от какой-нибудь внешней причины (например, от заморозков или от засухи). Именно так обстоит дело у многих растений из рода *Veronica*, у однолетнего мятлика (*Poa annua*) и у обыкновенного крестовника (*Senecio vulgaris*).

4.5.2. Банки семян

Различные растения очень сильно отличаются одно от другого по размерам своего вклада в «семенном банке».

В качестве примера однолетнего растения мы приводили флокс; пример этот, однако, в какой-то мере вводил читателя в заблуждение. Дело в том, что совокупность развивающихся в данном году проростков флокса *и есть* настоящая когорта: все эти проростки происходят от семян, порожденных взрослыми растениями в предыдущем году; те же из прошлогодних семян, что в этом году не прорастут, до следующего года уже не доживают. У большей части «однолетних» растений дело обстоит иначе: семена накапливаются в почве, образуя погребенный *семенной банк*. Следовательно, в любой момент в семенном банке могут одновременно храниться семена самых различных возрастов; когда же семена эти прорастают, то разновозрастными оказываются и проростки (возраст сеянца — это продолжительность промежутка времени, истекшего с момента образования семени).

У животных образование чего-либо подобного «семенному банку» наблюдается несколько реже; впрочем, примеры такого рода есть: «банки» образуют яйца некоторых нематод, комаров и жаброногих раков, геммулы губок, статоцисты мшанок и т. д. В условиях Кении жизнестойкие яйца жаброногого рака *Strep-*

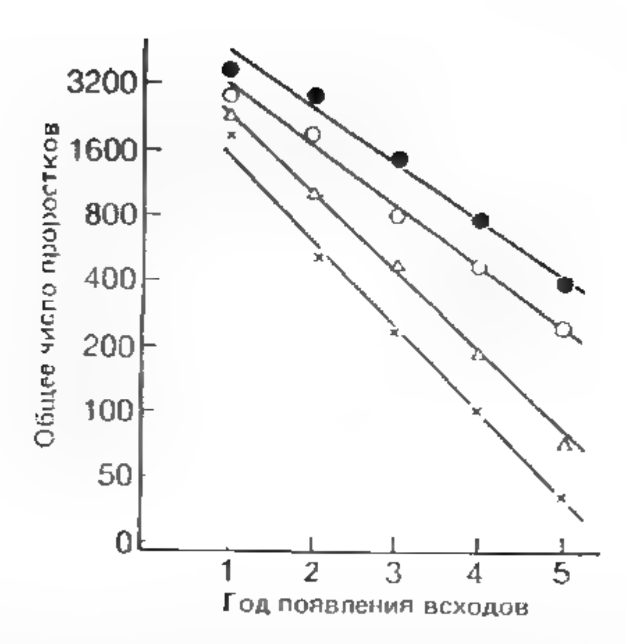


Рис. 4.9. К чему приводит наличие «семенного банка». Число проростков, появлявшихся в последовательные годы на участке поверхности садовой почвы, на который начиная с «нулевого» года новые семена уже не попадали. Черные кружки — *Thlaspi arvense*; белые треугольники — *Stellaria media*; белые кружки — *Capsella bursa-pastoris*; крестики — *Senecio vulgaris*. Приводимые данные отражают объединенные результаты опытов, начатых в 1953, 1954 и 1955 гг. (По Roberts, 1964.)

locephalus vitreus сохраняются в сухих донных осадках пересохщих луж. При наступлении очередного дождливого сезона из состояния покоя выходит лишь часть этих яиц; молодь вылупляется не позже чем через трое суток после того, как лужа вновь заполняется водой. Другим же покоящимся на дне яйцам до начала развития необходимо пережить хотя бы еще один цикл увлажнения и иссушения. Неодновременно реактивируются даже те яйца, которые входили в одну и ту же кладку: из иных молодь выклевывается по прошествии одного цикла увлажнения и иссушения, а из других — лишь по прошествии двух или более циклов (Hildrew, 1985). Эта особенность жизненной стратегии жаброногов, по-видимому, способствует «распределению риска» — риска того, что вышедшая из яиц молодь не успеет отложить новых яиц до пересыхания лужи.

Рис. 4.9 поясняет результаты опытов Робертса (Roberts, 1964). Цель этих опытов состояла в том, чтобы проследить за судьбой семян некоторых однолетних сорняков в садовой почве. После начала опыта (год 0) попадание в почву новых семян исключалось; зато, как показывает рис. 4.9, многие из уже лежавших в почве семян сохраняли всхожесть дольше одного года, и проростки соответственно развивались из семян разного возраста.

Рис. 4.9 показывает также, что у различных растений относительные скорости убывания числа семян в «семенных банках» неодинаковы. Вполне возможно, кстати, что в описанном опыте «семенные банки» всех перечисленных растений истощались

быстрее, чем это происходило бы в нераспаханной почве. Можно привести один крайний пример. Эдум (Ødum, 1978) извлек почву из находившегося на территории Дании захоронения XII века, и из этой почвы проросло растение коровяка (*Verbascum thapsiforme*). Оно появилось из семени, покоившегося в «семенном банке» в течение 850 лет. На другом конце спектра находятся растения вроде флокса: в его «семенном банке» долее года не сохраняется ни одно семя.

Общее правило таково, что покоящиеся семена, существенно пополняющие «семенные банки», для растений однолетних (и вообще короткоживущих) характерны в большей степени, нежели для растений, живущих более длительное время. Замечательное следствие из этого правила состоит в том, что в погребенных «семенных банках» семена короткоживущих растений обычно преобладают — причем даже в тех случаях, когда бо́льшая часть растущих над ними растений принадлежит к видам с гораздо более продолжительным жизненным циклом (рис. 4.10)

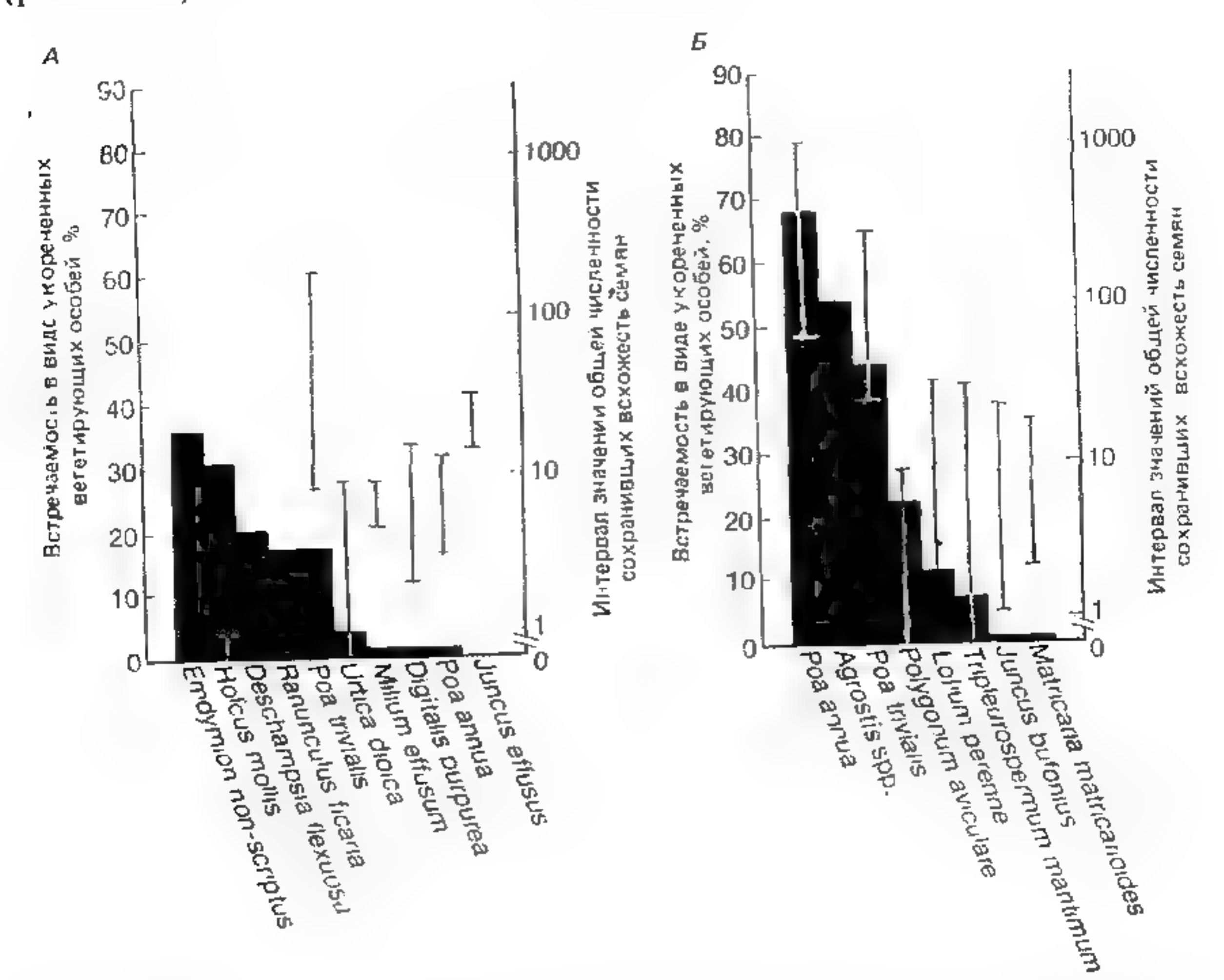


Рис. 4.10 Между относительной численностью вегетирующих растений (гистограммы) и хранящихся в почве семян (вертикальные отрезки с горизонтальными полосками на концах) существуют значительные различия. Диаграммы отражают это несоответствие на примере наиболее многочисленных растений, растущих в листопадном лесу (*А*) и на пашне (*Б*). (По Thompson, Grime, 1979.)

В свете всего обсуждаемого важно подчеркнуть следующее. Ни один организм из числа образующих «семенной банк» не может, строго говоря, считаться настоящим однолетником — даже в том случае, если весь срок его развития от прорастания до воспроизводства укладывается в один год. Дело в том, что среди семян, которым суждено прорасти в данном году, почти всегда есть такие, которым уже больше 12 месяцев. Тем не менее множество таких растений обычно именуется «однолетними». Все, что нам остается, — это помнить о данном обстоятельстве и рассматривать его как еще одну иллюстрацию того, что нелегко бывает распределить реальные организмы по четко разграниченным категориям.

4.5.3. Однолетники-эфемеры и факультативные однолетники

Пустынные однолетники. — Факультативные однолетники.

На самом деле однолетники, образующие «семенные банки» — не единственные, к которым термин «однолетник», строго говоря, неприложим. В пустынях, например, произрастает множество так называемых «однолетних» растений, но характер вегетации их весьма далек от сезонного. В почве хранится внушительный запас семян таких растений, а прорастание их — событие нечастое, наступающее только тогда, когда складываются благоприятствующие ему условия, и потому заранее трудно предсказуемое. Последующее развитие обыкновенно совершается быстро, так что время, истекающее с момента прорастания до осеменения, оказывается непродолжительным. Подобные растения лучше всего именовать эфемерами с однократным размножением (рис. 4.5, *В*).

Динамика вегетации одного из таких растений, *Eriophyllum wallacei*, представлена на рис. 4.11 (Juhren et al., 1956). Налицо определенная закономерность: всходы *E. wallacei* появлялись обычно при сравнительно невысокой температуре после выпадения осадков (либо ливней, либо умеренных, но затяжных дождей). В таких условиях *E. wallacei*, подобно многим другим пустынным однолетникам, развивался весьма быстро; смертность его была при этом низкой, индивидуальная плодовитость — сравнительно небольшой. Впрочем, скорее, чем закономерность, в глаза бросается непредсказуемость вегетации эриофиллума. В продолжение четырех лет этот «эфемер-приспособленец» прорастал в разное время — от начала сентября до конца мая. Однолетником он, следовательно, был лишь в том приблизительном смысле, что поколения его были недолговечны и, как правило, не перекрывались. В данном случае новое поколение и впрямь появлялось в среднем примерно раз в год; другие же «пустынные однолетники» вегетируют реже.

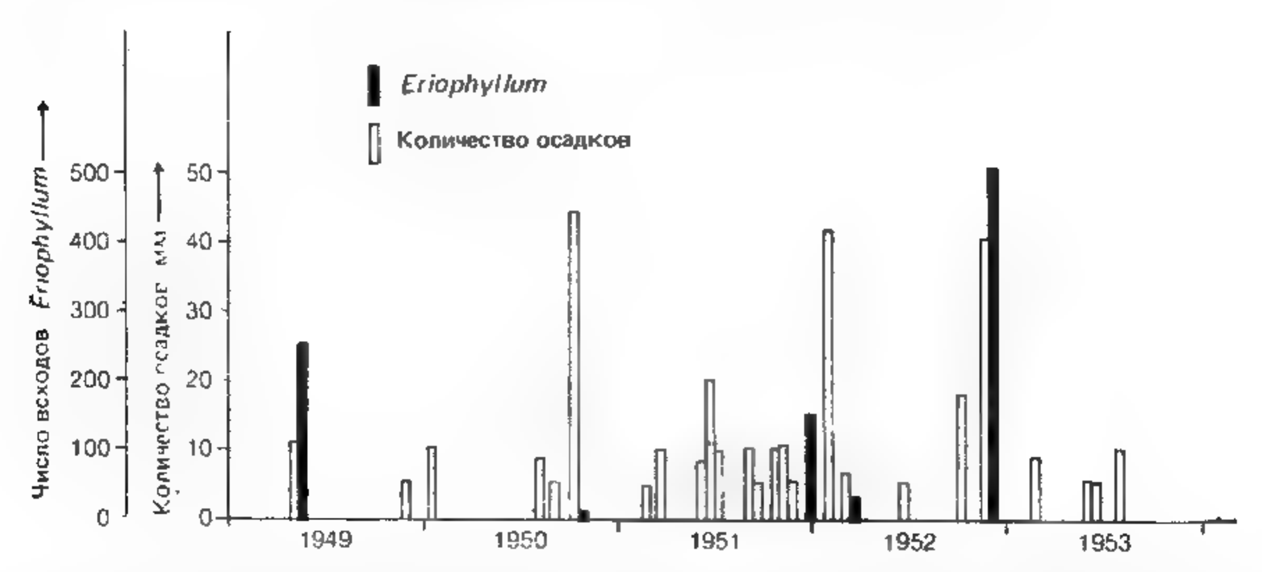


Рис. 4.11. Пустынный однолетник *Eriophyllum wallacei*, растущий в пустынях Калифорнии, однолетником является лишь в том смысле, что поколения его не перекрываются и длятся менее одного года. Прорастает он, однако, в разное время года, и прорастание его в какой-то степени связано с количеством осадков, выпадающих в непосредственно предшествующий прорастанию период. (По Juhren et al., 1956.)

Есть еще одна группа организмов, к которым тоже нельзя приклеить простенький ярлычок «однолетников». Это те живые существа, у которых большая часть особей каждого поколения завершает развитие в течение одного года, а меньшая их часть «откладывает» размножение на второе лето. Такое бывает, например, у живущих в северо-восточной Англии наземных равноногих раков *Philoscia muscorum* (Sunderland et al., 1976): в изученной популяции примерно 90% самок размножались (в первый и последний раз) в первое же лето после отрождения, а остальные 10% — лишь на второе лето. В популяциях некоторых других видов численные различия между группами особей, размножающихся на первом и на втором году жизни, столь незначительны, что виды эти лучше всего характеризовать как «однолетне-двухлетние».

Короче говоря, ясно, что годовые жизненные циклы переходят в иные, более сложные, постепенно, без каких-либо резких скачков.

4.6. Многократное размножение при перекрывании поколений

Неудивительно, что для организмов с жизненным циклом такого типа характерны перекрывание поколений и многократное размножение (рис. 4.5, *З—И*). Такой организм при условии, что он живет достаточно долго, размножается многократно, хотя, впрочем, лишь во вполне определенное время года. В числе наиболее ярких примеров — долгоживущие позвоночные с сезонным размножением, некоторые кораллы, древовидные растения уме-

ренных широт и другие многолетние растения. В популяциях всех этих организмов одновременно, буквально «бок о бок», размножаются особи самых разных возрастов. (Обратите, однако, внимание на то, что некоторые из включаемых в эту категорию организмов, например некоторые травянистые растения, сравнительно недолговечны — см. рис. 4.5, *З*.)

4.6.1. Когортные таблицы выживания

Наблюдение за когортой благородного оленя. — При изучении прикрепленных организмов когортную таблицу выживания нередко составить легче.

При изучении популяций таких организмов составить когортную таблицу выживания еще труднее, чем при изучении однолетников. Особей из одной и той же когорты нужно узнавать, за их жизнью нужно следить (нередко в течение долгих лет), а это осложняется тем, что особи из изучаемой когорты сосуществуют и повсюду смешиваются с особями из множества других когорт — и тех, что старше, и тех, что моложе. Впрочем, в работе Лоу (Lowe, 1969) такое слежение за отдельной когортой оказалось возможным. Оно было составной частью обширной программы изучения благородных оленей (*Cervus elaphus*), населявших небольшой шотландский островок Рам. Благородные олени иногда доживают до 16 лет, а самки могут приносить приплод ежегодно начиная с четвертого лета. В 1957 г. Лоу и его сотрудники выполнили тщательную перепись всех обитавших на острове оленей (включая телят — оленей, которым еще не исполнилось года). Изучавшаяся в дальнейшем когорта («когорта Лоу») состояла из тех оленей, которые в 1957 г. были телятами. Затем с 1957 по 1966 гг. исследовался каждый застреленный на острове олень (отстрел был жестко регламентирован, поскольку остров Рам представляет собой заказник Совета по охране природы). Кроме того, по всему острову разыскивались трупы оленей, погибших от естественных причин. По состоянию зубов (по степени их износа, по выпадению старых и прорезыванию новых) надежно определялся возраст каждого погибшего оленя. Это позволило опознать среди них тех, что были телятами в 1957 г. К 1966 г. уже была зарегистрирована гибель 92% особей этой когорты; о каждой из погибших особей было известно, до какого именно возраста она дожила. Когортная таблица выживания для самок представлена в табл. 4.3, а соответствующая кривая выживания — на рис. 4.12. Судя по всему, с возрастом риск гибели довольно закономерно увеличивается (кривая выживания выпуклая).

Если изучаемые организмы с перекрывающимися поколениями прикреплены, то затруднения, сопряженные с построением ко-

Таблица 4.3. Таблица выживания когорты самок благородного оленя с о. Рам. Все эти самки были телятами в 1957 г. (по Lowe, 1969).

Возраст, годы	Часть когорты, дожившая до возрастного класса x	Часть когорты, погибшая в возрастном классе x	Коэффициент смертности
x	l_x	d_x	q_x
1	1,000	0	0
2	1,000	0,061	0,061
3	0,939	0,185	0,197
4	0,754	0,249	0,330
5	0,505	0,200	0,396
6	0,305	0,119	0,390
7	0,186	0,054	0,290
8	0,132	0,107	0,810
9	0,025	0,025	1,0

гортной таблицы выживания, не столь велики. В этом случае всех вновь появившихся (родившихся или откуда-нибудь переселившихся) особей можно обозначить на плане, сфотографировать и даже тем или иным способом пометить, В результате либо их самих, либо «те самые места», к которым они прикреплены, при всяком повторном посещении опытного участка нетрудно будет опознать. Много подобных работ выполнено на сидячих животных. Так, например, Коннелл (Connell, 1970) составил таблицу выживания когорты морских желудей *Balanus glandula* (см. приводимую ниже табл. 4.6). Многие ботаники прослеживали динамику когорт травянистых растений. Гораздо дольше вели наблюдения исследователи, работавшие в одном из ботанических заказников Южной Австралии. На заложенных ими постоянных опытных площадках они сумели проследить за когортой кустарниковой акации *Acacia burkittii* со времени появления всходов в 1928 г. до 1970 г. (Crips, Lange, 1976). Полученная кривая выживания изображена на рис. 4.13.

4.6.2. Статические таблицы выживания

Составление таблиц выживания по данным о возрастных структурах: выбор не блестящий, но зачастую неизбежный. — Статические таблицы выживания бывают небесполезны, но лишь при очень жестких ограничениях.

Как бы то ни было, практические сложности во всей их совокупности обычно удерживали экологов от соблазна составить

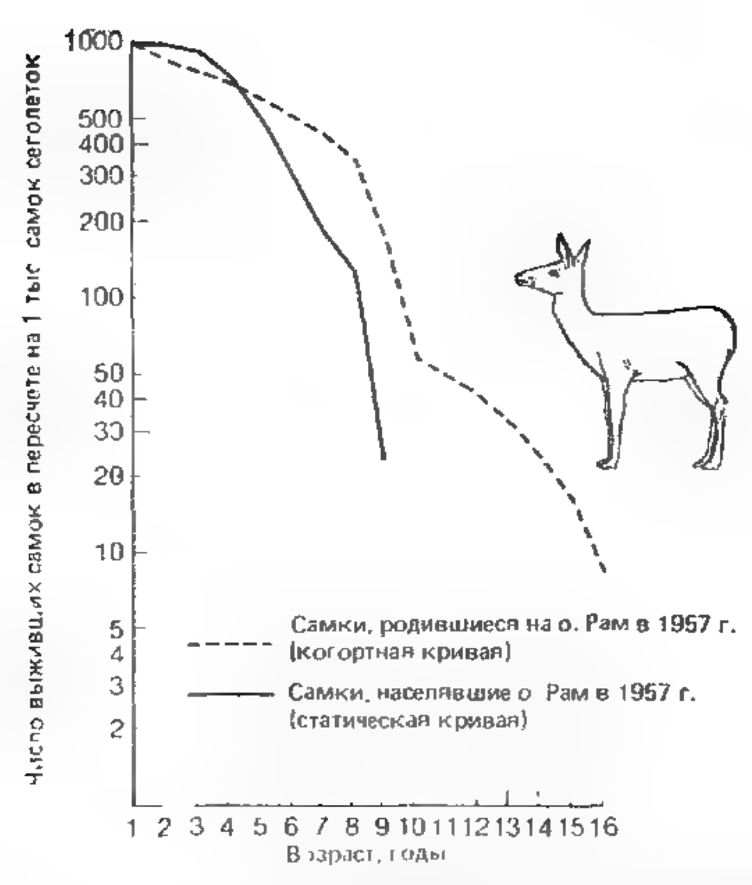


Рис. 4.12. Две кривые выживания самок благородного оленя на острове Рам. Как объясняется в тексте, одна из этих кривых построена по когортной таблице выживания, соответствующей поколению 1957 г. рождения, и потому относится к периоду после 1957 г.; вторая же кривая построена по статической таблице выживания популяции, существовавшей в 1957 г., а потому относится к периоду до 1957 г. (по Lowe, 1969.) (На рисунке в обозначении кривых допущена ошибка: надписи к кривым следует поменять местами. — *Прим. ред.*)

таблицу выживания когорты долгоживущих организмов с многократным размножением и перекрывающимися поколениями (даже если организмы эти прикрепленные). Есть, впрочем, и другая возможность, а именно: составить статическую таблицу выживания (называемую также «моментальной» или «вертикальной»). Как вскоре станет ясно, статическая таблица явно несовершенна. Основной довод в ее защиту состоит в том, что она подчас лучше, чем вообще ничего.

Любопытный пример статической таблицы выживания можно позаимствовать из работы Лоу (Lowe, 1969), посвященной изучению благородных оленей острова Рам. Как мы уже выяснили, Лоу и его коллеги имели доступ к большей части погибших в 1957—1966 гг. благородных оленей и могли достоверно определять их возраст. Скажем, если осмотренный в 1961 г. погибший олень оказывался шестилетним, то тем самым устанавливалось, что в 1957 г. он уже жил и ему было два года. Таким образом Лоу сумел в конце концов восстановить возрастную структуру популяции, существовавшую в 1957 г., а *возрастная структура — это основа статической таблицы выживания.* Конечно, возрастной состав популяции в 1957 г. можно было бы изу-

чить и иным способом — тогда же перестреляв и исследовав всех крупных оленей (т. е. не телят); однако конечная цель всего проекта состояла в том, чтобы научиться этих оленей со знанием дела охранять, и поэтому такой способ был бы, мягко говоря, неуместен. (Заметим, что полученные Лоу результаты все же не соответствовали общей численности популяции в 1957 г., потому что некоторые павшие олени наверняка истлели раньше, чем их удалось обнаружить и изучить.) Первичные данные Лоу по численности и возрастному составу совокупности самок благородных оленей приведены во втором столбце табл. 4.4.

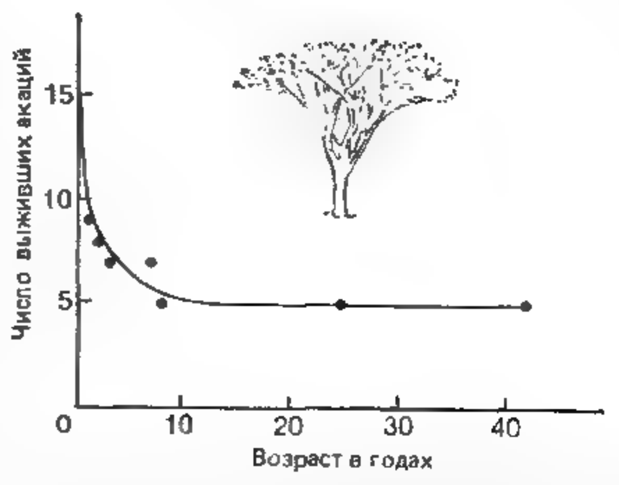


Рис. 4.13. Кривая выживания когорты особей *Acacia burkittii* в Южной Австралии, полученная в результате регулярных подсчетов на одних и тех же участках (подсчитывались акации, взошедшие из семян в 1929 г.). (По Crisp, Lange, 1976.)

Вспомним, что эти данные отражают наблюдавшуюся в 1957 г. возрастную структуру совокупности самок. Их можно использовать в качестве основы при составлении таблицы выживания, но лишь допустив, что до 1957 г. ни число ежегодно рождавшихся телят, ни возрастные коэффициенты выживания *не* испытывали существенных межгодовых колебаний. Иными словами, придется допустить, что 59 живших в 1957 г. шестилеток годом ранее (в 1956 г.) входили в число 78 живших тогда пятилеток, а те в свою очередь в 1955 г. были среди живших тогда четырехлеток (общим числом 81) и т. д. — короче, придется предположить, что цифры, приведенные в табл. 4.4, точно такие же, какие получились *бы*, сумей мы проследить за существованием отдельной когорты.

Приняв все эти допущения, можно заполнить столбцы l_x, d_x и q_x, что и было проделано. Ясно, впрочем, что принятые допущения несостоятельны. В самом деле, на седьмом году жизни животных оказалось больше, чем на шестом, а на пятнадцатом — больше, чем на четырнадцатом; отсюда и «отрицательная» гибель особей, и бессмысленные значения коэффициентов смертности. Сказанное очень убедительно поясняет, какие опасности подстерегают того, кто возьмется за составление подобных статических таблиц выживания (и соответственно будет отождествлять кривые возрастного состава с кривыми выживания).

И тем не менее полученные данные ни в коем случае не бесполезны. Цель Лоу состояла в том, чтобы получить *общее* представление о значениях возрастных коэффициентов выживания оленей до 1957 г. (когда был начат отстрел). Выявленную кар-

Таблица 4.4. Статическая таблица выживания для самок благородного оленя с о. Рам. Таблица составлена по результатам реконструкции возрастного состава популяции, имевшего место в 1957 г. (По Lowe, 1969.)

Возраст, годы	Число особей возраста x				«Сглаженные» значения		
x	a_x	l_x	d_x	q_x	l_x	d_x	q_x
1	129	1,000	0,116	0,116	1,000	0,137	0,137
2	114	0,884	0,008	0,009	0,863	0,085	0,097
3	113	0,876	0,048	0,055	0,778	0,084	0,108
4	81	0,625	0,023	0,037	0,694	0,084	0,121
5	78	0,605	0,148	0,245	0,610	0,084	0,137
6	59	0,457	—0,047	—	0,526	0,084	0,159
7	65	0,504	0,078	0,155	0,442	0,085	0,190
8	55	0,426	0,232	0,545	0,357	0,176	0,502
9	25	0,194	0,124	0,639	0,181	0,122	0,672
10	9	0,070	0,008	0,114	0,059	0,008	0,141
11	8	0,062	0,008	0,129	0,051	0,009	0,165
12	7	0,054	0,038	0,704	0,042	0,008	0,198
13	2	0,016	0,008	0,500	0,034	0,009	0,247
14	1	0,008	—0,023	—	0,025	0,008	0,329
15	4	0,031	0,015	0,484	0,017	0,008	0,492
16	2	0,016	—	—	0,009	0,009	1,000

тину можно было затем сопоставить с тем, что происходило после 1957 г. (по данным, содержащимся в уже обсуждавшейся когортной таблице выживания). Лоу интересовали не столько отдельные изменения, происходившие при переходе к каждой последующей возрастной группе, сколько общие закономерности динамики численности поколения. По этой причине он «сгладил» происходящие при перемещении вдоль возрастной шкалы изменения численности возрастных групп («сглаживанием» затронуты диапазоны 2—8 и 10—16 лет); смысл «сглаживания» состоял в том, чтобы добиться монотонного убывания численности в обоих интервалах. Результаты применения этой процедуры приведены в трех последних столбцах табл. 4.4, а соответствующая кривая выживания вычерчена на рис. 4.12. И общая картина действительно вырисовывается: введение на острове отстрела оленей, очевидно, оказало значительное отрицательное влияние на общую выживаемость, причем влияние это

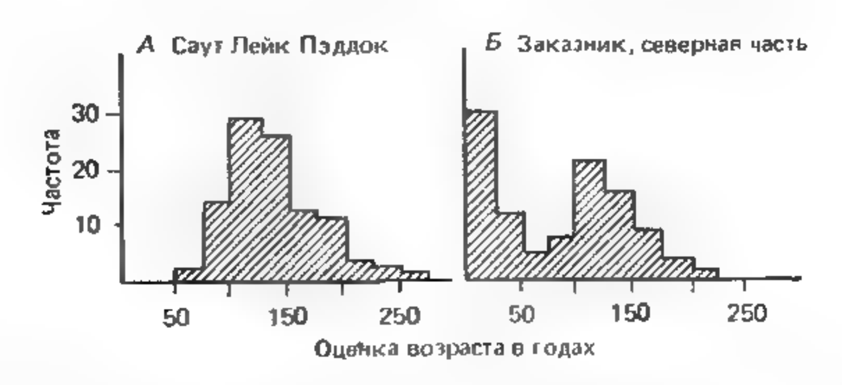


Рис. 4.14. Возрастной состав популяций *Acacia burkittii* в двух местностях в Южной Австралии. (По Crisp, Lange, 1976.)

превзошло все возможные эффекты, связанные с компенсаторным снижением естественной смертности.

Успех, достигнутый при изучении популяции благородного оленя — это далеко не общее правило: интерпретация статических таблиц выживания (как и возрастных структур, по которым составляют эти таблицы) вообще-то чревата осложнениями; не следует питать особых надежд на то, что знание возрастной структуры сразу же приведет к пониманию динамики численности. Бывают, конечно, случаи, когда истолкование возрастной структуры популяции очень сильно облегчается благодаря наличию некоторых предварительных сведений; в таких случаях изучение возрастных структур, разумеется, вполне оправдано. Например, Крисп и Ланг (Crisp, Lange, 1976) не только проследили за отдельной когортой *Acacia burkitti*, но сумели еще и изучить возрастной состав многих ее популяций (рис. 4.14). (Возраст отдельной акации можно было оценить по серии промеров: по выборке деревьев известного возраста были заранее получены несколько высокодостоверных соотношений между возрастом и линейными размерами.) Ясно, что две изученные популяции (рис. 4.14) сильно отличаются по возрастному составу. Но это не все: было еще известно, что в местности, где произрастала одна популяция (в Саут-Лейк-Пэддок), примерно с 1865 по 1970 г. (когда собирался материал) выпасались овцы, а приблизительно с 1885 по 1970 г. там кормились и кролики (рис. 4.14, *А*); в местности же, где произрастала другая популяция, был заказник, который, дабы туда не забредали овцы, в 1925 г. был обнесен изгородью (рис. 4.14, *Б*). Все это позволило Криспу и Лангу сделать следующие выводы: *а*) начавшийся в 1865 г. выпас повлек за собой резкое снижение численности жизнеспособного пополнения обеих популяций; *б*) предпринятое в 1925 г. огораживание заказника создало условия для повышения скорости пополнения популяции; *в*) даже после огораживания жизнедеятельность кроликов удерживала численность пополнения на уровне более низком, чем тот, что имел место до 1865 г. (например, акации, появившиеся за период 1920—

Таблица 4.5. Среднее число яиц в кладке и возраст больших синиц в лесном массиве Уитем-Вуд вблизи Оксфорда. (по Perrins, 1965.)

Возраст	1961		1962		1963	
	Число птиц	Среднее число яиц в кладке	Число птиц	Среднее число яиц в кладке	Число птиц	Среднее число яиц в кладке
Годовики	128	7,7	54	8,5	54	9,4
2	18	8,5	43	9,0	33	10,0
3	14	8,3	12	8,8	29	9,7
4			5	8,2	9	9,7
5			1	8,0	2	9,5
6					1	9,0

1945 гг., намного малочисленнее акаций, появившихся за период 1845—1860 гг., хотя последние просуществовали на 75 лет дольше).

4.6.3. Возрастные таблицы плодовитости

Семенные годы у деревьев.

«Статические возрастные таблицы плодовитости» организмов с многократным размножением и с перекрывающимися поколениями могут предоставить в распоряжение исследователя весьма полезные сведения, особенно в том случае, когда имеется серия таких таблиц, составленных в последовательные репродуктивные сезоны. Это обстоятельство поясняется табл. 4.5, в которой приведены данные, полученные при изучении популяции большой синицы (*Parus major*) из лесного массива Уитем-Вуд вблизи Оксфорда (Perrins, 1965). Таблица показывает, что *а*) средняя плодовитость достигала максимума у двухлетних птиц, а затем постепенно снижалась и что *б*) при всем этом средняя плодовитость претерпевала значительные межгодовые изменения. Конечно, данные эти удалось получить лишь постольку, поскольку поддавался определению возраст каждой отдельной птицы (в данном случае вскоре после вылупления птиц метили индивидуальными метками, прикреплявшимися к лапкам кольцами). Обратите также внимание на то, что большие синицы служат примером организмов, для которых характерны многократное размножение и перекрывание поколений, но которых вряд ли назовешь долгоживущими: в самом деле, лишь очень немногие большие синицы живут намного долее двух лет.

Те или иные межгодовые изменения индивидуальной плодовитости отмечаются у всех организмов с многократным раз-

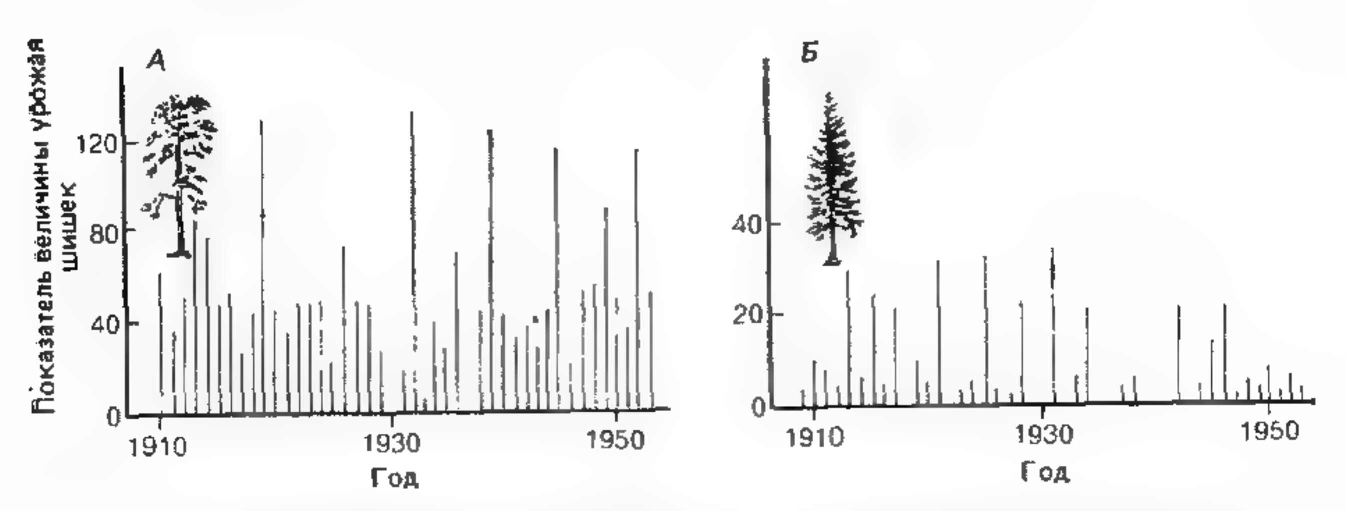


Рис. 4.15. Повторяемость «кормных» лет. Колебания урожая шишек: *А* — обыкновенной сосны (*Pinus sylvestris*) и *Б* — европейской ели (*Picea abies*) в северной Швеции (по подсчетам, основанным на сообщениях лесников). (По Hagner, 1965.)

множением, однако наиболее ярко это явление бывает выражено у ряда лесных деревьев: время от времени они приносят особенно обильные урожаи. Год же, когда урожай семян, плодов или шишек на дереве особенно велик, называют «семенным» («урожайным», «кормным»). Эффект «кормности» нередко намного усиливается из-за того, что для многих из растущих в лесу деревьев одного вида (или для большей их части) урожайными оказываются одни и те же годы. Годы «кормные» обычно перемежаются сериями лет неурожайных, когда деревья почти или совсем стерильны. Это видно из двух примеров, приведенных на рис. 4.15; они относятся к сосне обыкновенной и ели европейской из лесов северной Швеции (Hagner, 1965). Возможные выгоды и последствия эпизодических массовых «плодоношений» будут обсуждаться в гл. 9.

Несмотря на все эти межгодовые колебания, плодовитость большинства организмов с многократным размножением (таких, например, как большая синица) характеризуется зависимостью от возраста или от стадии развития. Изменения плодовитости трех видов дубов в зависимости от стадии развития показаны на рис. 4.16 (Downs, McQuilkin, 1944); стадия на сей раз отождествляется с размером.

4.6.4. Модулярные многолетники с многократным размножением

Стадийный состав модулярной популяции и модулярная статическая таблица выживания. — Стадия развития модулярного организма значит куда больше, чем его календарный возраст.

Если изучаемые организмы с многократным размножением и перекрывающимися поколениями обладают к тому же еще и модулярным строением, то составление какой бы то ни было

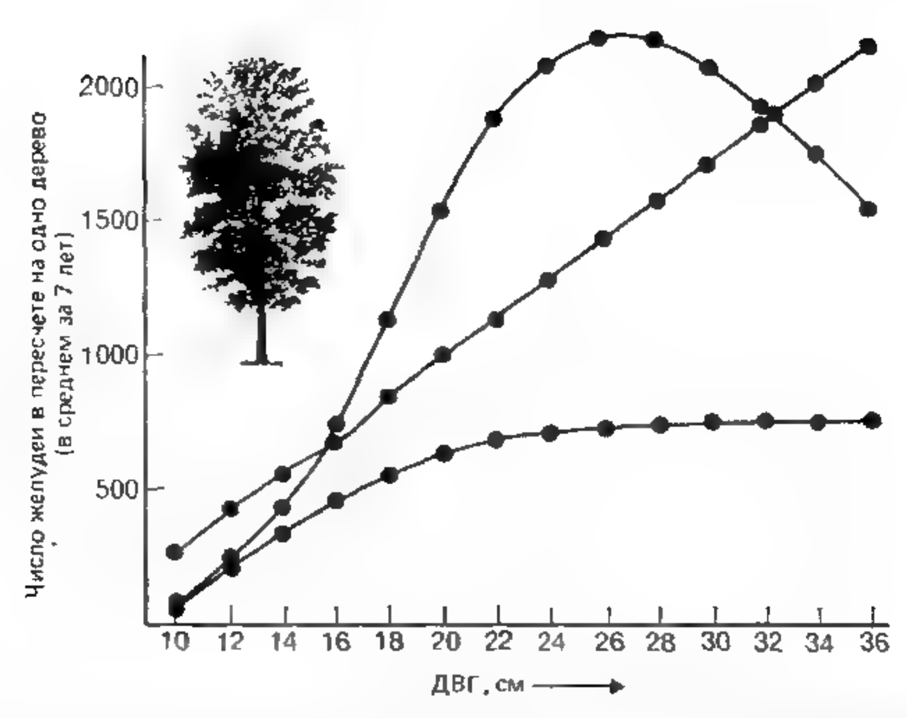


Рис. 4.16. Зависимость плодовитости дубов трех видов от размеров деревьев; ДВГ — диаметр ствола на высоте груди. Кривые (отсчет ведется справа): верхняя — *Quercus niger*; средняя — *Q. alba*; нижняя — *Q. prinus*. Изображен *Q. alba*. (По Downs, McQuilkin, 1944.)

таблицы выживания особенно затруднительно. Это обстоятельство подчеркивается рис. 4.17, поясняющим результаты изучения осоки *Carex bigelowii*, растущей в ягельном верещатнике в Норвегии (Callaghan, 1976). Для *C. bigelowii* характерно наличие обширного, разветвленного подземного корневища, которое по мере роста через определенные промежутки времени выбрасывает все новые и новые воздушные побеги («ростки»). Образование очередного модуля осоки начинается с того, что в пазухе одного из листьев «родительского» ростка возникает боковая меристема. Поначалу новый модуль всецело зависит от родительского ростка и состоит из одного или нескольких нефотосинтезирующих листьев; впоследствии, однако, любой из боковых ростков может и сам превратиться в вегетативный родительский росток, а со временем, когда на нем будет насчитываться 16 или более листьев, и зацвести. Отцветая же, росток непременно погибает: генеты осоки воспроизводятся многократно, но каждый отдельный росток — лишь однажды.

Каллаген выделил некоторое множество молодых, достаточно хорошо обособленных ростков и через сплетения корневищ докопался до их «родителей», а затем и «прародителей», углубившись таким образом в родословную на несколько поколений. Все это было возможно потому, что после гибели ростки осоки подолгу не сгнивают. Каллаген раскопал 23 таких сплетения, объединявшие в общей сложности 360 ростков, и сумел (как показывает рис. 4.17) составить нечто вроде статической таблицы выживания и таблицы плодовитости (основанных, однако, на делении не на возрастные, а на стадийные классы). Например, на

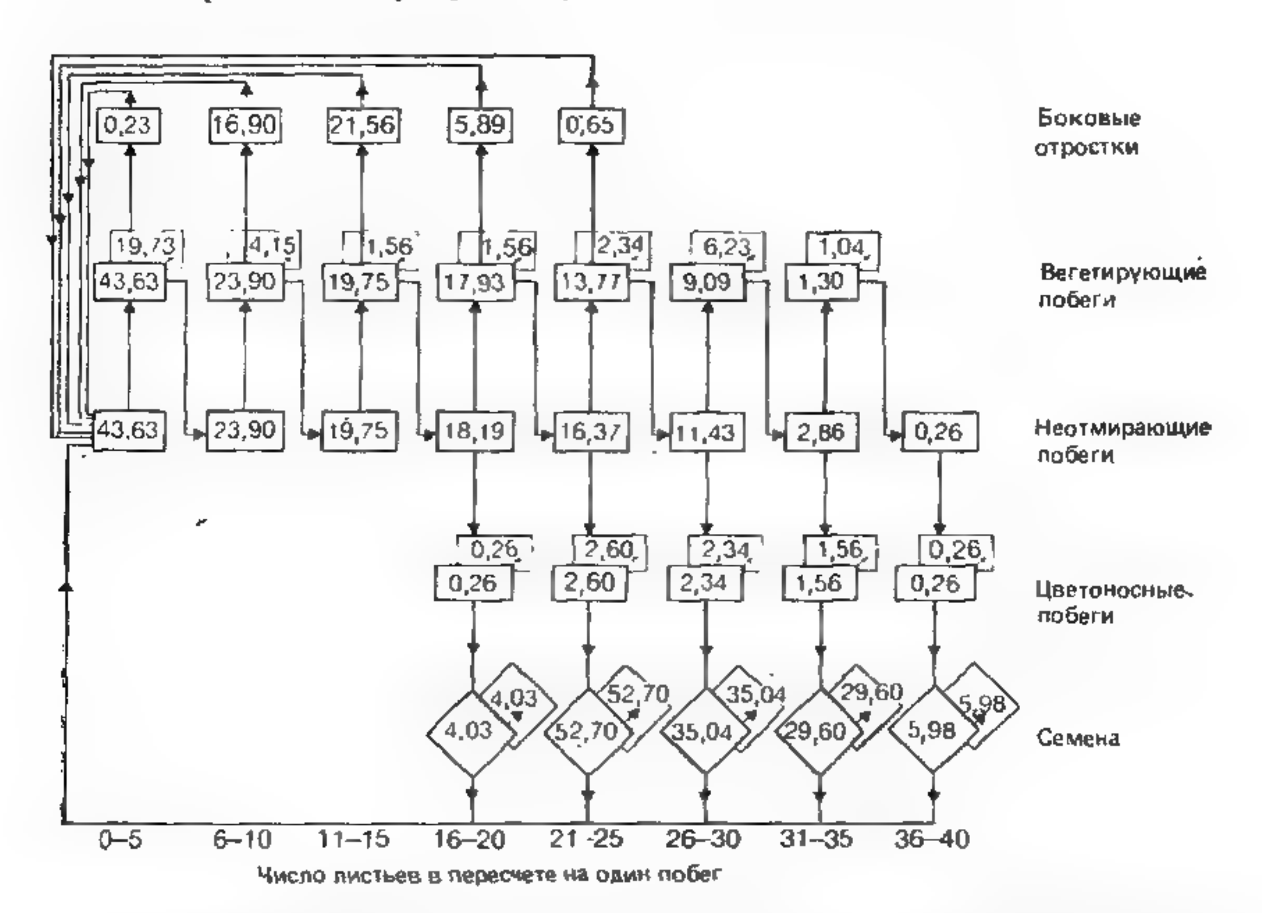


Рис. 4.17. Реконструированная статическая таблица выживания совокупности модулей (побегов, корневищных отпрысков) популяции *Carex bigelowii*. Строки соответствуют типам побегов (т. е. стадиям их развития), а столбцы — размерным классам. Клетки, обведенные тонкой линией, соответствуют отмершим модулям. Стрелками обозначены переходы побегов из одного размерного класса в другой, а также из одной стадии развития в другую (в том числе переход к размножению и отмирание). Цифра, стоящая внутри каждой из клеток, указывает число модулей в пересчете на 1 м². (По Callaghan, 1976.)

один квадратный метр приходилось по 1,04 отмершего вегетативного ростка с 31—35 листьями и, кроме того, по 0,26 ростка в следующей стадии (т. е. с 36—40 листьями); можно, стало быть, предположить, что общее число (в пересчете на 1 м²) живых вегетативных ростков, вступивших в «стадию 31—35 листьев», составило 1,30 (т. е. 1,04+0,26). Помимо 1,30 вегетативного ростка, на 1 м² приходилось еще по 1,56 цветоносного ростка с 31—35 листьями, и поэтому из «стадии 26—30 листьев» в «стадию 31—35 листьев» на 1 м² должны были перейти 2,86 ростка. Таким образом и составлялась эта таблица выживания.

Заметим, однако, что *а*) эта таблица выживания относится не к генетическим особям (генетам), а к росткам (т. е. к модулям); *б*) в изученной популяции семена, по-видимому, не давали жизнеспособных всходов, т. е. новых генетов не возникало, и численность ростков поддерживалась исключительно за счет роста модулей; *в*) для этой популяции по аналогии с возрастными таблицами плодовитости имеет смысл составить «стадийную таблицу модулярного роста». Но прежде всего обратим внимание на то, как трудно собирать необходимые данные и состав-

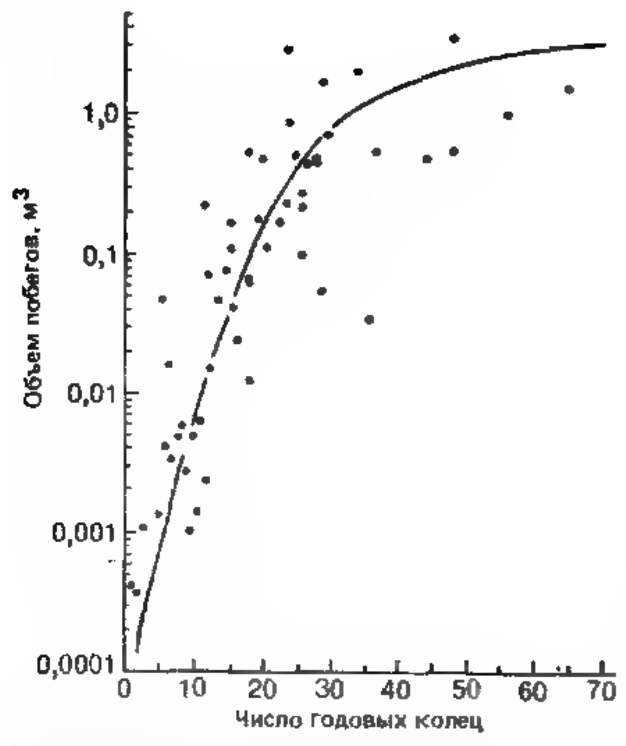


Рис. 4.18. Связь между объемом побегов креозотового куста *Larrea tridentata* из долины Сан-Симон (Аризона) и его возрастом (возраст определялся по числу годовых колец на спиле). Креозотовый куст — модулярный организм, и поэтому оценить объем его побегов по возрасту очень трудно. (По Chew, Chew, 1965.)

лять таблицы выживания, в полной мере отражающие «модулярность» модулярных организмов.

При изучении модулярных организмов с многократным размножением выделение стадийных (а не возрастных) классов — это прием почти всегда желательный и даже необходимый. Дело в том, что порождаемая модулярным ростом изменчивость с каждым годом «накапливается», и от этого возраст особи как показатель ее биологического состояния теряет свое значение. На рис. 4.18, например, показана связь между общим объемом сучьев креозотового куста *Larrea tridentata* и его возрастом, определявшимся по числу годовых колец на спиле (Chew, Chew, 1965). Как видно из рисунка, из двух кустов с одинаковым объемом сучьев один может оказаться старше другого на целых 40 лет, тогда как из двух кустов одного и того же возраста по объему сучьев один может превзойти другой в 60 раз.

Имеются и другие примеры. Во многих популяциях древовидных растений встречаются особи, в течение долгих лет пребывающие в крайне угнетенном состоянии и прозябающие где-то намного ниже древесного яруса. Это растения, проросшие тогда, когда кроны над ними были практически сомкнуты; на них падало слишком мало света, и поэтому вырасти и пробиться в древесный ярус они не смогли. Примером может служить растущий на востоке США пенсильванский клен (*Acer pennsylvanicum*): его угнетенные деревца в состоянии влачить свое существование до 20 лет, и риск гибели при этом бывает невелик. Как только в древесном ярусе образуется брешь, эти деревца немедленно вырастают и заполняют ее, а вскоре после этого зацветают и дают семена (Hibbs, Fischer, 1979). Роль, которую такие чахлые долгожители играют в динамике популяций лесных деревьев, очень сходна с ролью, которую в динамике популяций короткоживущих растений играют погребенные «семенные банки»: эти деревца пребывают в угнетенном состоянии до тех пор, пока не случится непредвиденное, непредсказуемое

событие и в дотоле сплошном лесном пологе не появится просвет (кстати, покоящиеся семена встречаются лишь у очень немногих деревьев). «Биографии» таких деревьев подчеркивают также и то, что наиболее подходящим показателем вероятности гибели, роста или воспроизводства дерева является не календарный возраст, а размеры.

4.7. Коэффициенты воспроизводства, время генерации и скорости увеличения популяции

Когда поколения перекрываются, R_0 указывает лишь среднее число потомков, оставляемых одной особью, и ничего более. — R — «основная чистая скорость воспроизводства». — Уравнения, основанные на R и описывающие возрастание численности популяции с течением времени. — Соотношение между R_0, R и T (временем генерации). — $\ln R = r$, или «врожденной удельной скорости естественного увеличения численности популяции». — R_0, r и T. — Если зависимость плодовитости и выживания от возраста неизменна, то популяция достигает постоянной удельной скорости роста, равной r, и неизменного возрастного состава. — Математически точное, но биологически неясное уравнение относительно r. — Приближенное, зато биологически осмысленное уравнение для вычисления r, основанное на T_c («когортном времени генерации»). — Уравнение для расчета T_c. — Пример расчета обобщающих показателей применительно к популяции организмов с перекрывающимися поколениями. — Модель популяции, удельная скорость роста которой стремится к r, а возрастная структура — к «стационарной». — Почему когортные и статические таблицы выживания, как правило, не одинаковы.

Как мы видели в предыдущем разделе, таблицы выживания и возрастные таблицы плодовитости, составленные применительно к организмам с перекрывающимися поколениями, похожи (по крайней мере на первый взгляд) на те, что были составлены применительно к организмам с неперекрывающимися поколениями. Когда поколения не перекрывались, мы могли вычислить основную скорость размножения (R_0), служившую итоговым показателем, характеризовавшим конечный результат возрастной динамики выживания и плодовитости (разд. 4.5.1). Теперь же зададимся следующим вопросом: можно ли рассчитать какой-либо подобный обобщающий показатель и тогда, когда поколения перекрываются?

Прежде чем ответить на этот вопрос, необходимо уяснить, что при описании организмов с неперекрывающимися поколениями значение R_0 характеризует два различных популяционных параметра. R_0 — это среднее число потомков, оставляемых одной особью в течение всей ее жизни; это, однако, еще и множитель,

с помощью которого начальная численность популяции пересчитывается в численность этой же популяции спустя одно поколение. Когда поколения перекрываются и имеется *когортная* таблица выживания, основной коэффициент воспроизводства можно рассчитать по той же самой формуле

$$R_0 = \Sigma l_x m_x,$$

но на сей раз он указывает *лишь* среднее число потомков, оставляемых одной особью. Прежде чем судить о скорости повышения или понижения численности популяции (да, кстати, и о долговечности отдельного поколения), необходимо подвергнуть данные дальнейшей обработке. В том случае, если имеется лишь статическая таблица выживания (т. е. известен только возрастной состав популяции), дело намного осложняется (см. ниже).

Нашим следующим шагом будет вывод общего соотношения, связывающего численность популяции со скоростью ее увеличения и временем; соотношение это будет таким, что единицей измерения времени вовсе не обязательно должно будет служить поколение. Вообразим популяцию с начальной численностью в 10 особей; пусть, далее, по прошествии последовательных промежутков времени численность ее возрастает сначала до 20, затем до 40, 80, 160 особей, и т. д. Начальную численность популяции мы обозначим через N_0 (имея в виду число особей в тот момент, когда начинается отсчет времени); численность той же популяции по истечении одного промежутка времени — через N_1, по истечении двух промежутков — через N_2, а по истечении произвольного числа промежутков (t) — через N_t. В нашем примере $N_0 = 10$, а $N_1 = 20$. Можно еще написать, что $N_1 = N_0 R$, где R (в нашем примере равное 2) — показатель, именуемый «основной чистой скоростью воспроизводства» либо «основной чистой удельной скоростью увеличения популяции». Когда $R > 1$, численность популяции будет, очевидно, нарастать, а когда $R < 1$ — снижаться.

Показатель R, следовательно, подытоживает и отрождение новых особей, и выживание уже существующих. Так, в разбираемом примере каждая особь могла произвести двух потомков и погибнуть или же произвести только одного потомка, но остаться в живых: в обоих случаях значение R («рождения плюс выживание») составило бы 2. Отметим также и то, что по истечении последовательных промежутков времени значение R в данном случае оставалось одним и тем же, т. е. $N_2 = 40 = N_1 R$, $N_3 = 80 = N_2 R$ и т. д. Таким образом, $N_3 = N_1 \times R \times R = N_0 \times R \times R \times R = N_0 R^3$, или же, в общем случае,

$$N_{t+1} = N_t R \tag{4.1}$$

и

$$N_t = N_0 R^t. \tag{4.2}$$

Эти уравнения (4.1 и 4.2) связывают численность популяции, скорость ее увеличения и время; теперь же все эти величины можно в свою очередь связать с основным коэффициентом воспроизводства (R_0) и с временем генерации (будем считать, что она существует в течение T промежутков времени). Возвращаясь к разд. 4.5.1, можно видеть, что R_0 — это множитель для пересчета численности популяции в данный момент времени в численность той же популяции спустя одно поколение, т. е. через T промежутков времени. Следовательно, $N_T=N_0R_0$. Но из уравнения 4.2, очевидно, следует, что $N_T=N_0R^T$. В итоге имеем $R_0=R^T$ или после логарифмирования обеих частей этого равенства по основанию натуральных логарифмов

$$\ln R_0=T\ln R.$$

Величина $\ln R$ обычно обозначается через r и именуется «врожденной удельной скоростью естественного увеличения популяции». Это относительная скорость нарастания численности популяции, т. е. приращение численности за единицу времени в пересчете на одну особь. Ясно, что при $r>0$ численность популяции будет возрастать, а при $r<0$ — понижаться. Из предыдущего уравнения можно вывести следующую формулу:

$$r=\frac{\ln R_0}{T}. \tag{4.3}$$

Итак, пока что в качестве некоторого итога мы располагаем соотношением между средним числом потомков, оставляемых одной особью в течение всей ее жизни (R_0), удельной скоростью роста численности популяции ($r=\ln R$) и временем генерации (T). Выше, при рассмотрении популяций с неперекрывающимися поколениями (разд. 4.5.1), *само поколение* служило единицей измерения времени. Поэтому значения R_0 и R совпадали.

Для популяции с перекрывающимися поколениями (или с непрерывным размножением) r — это то постоянное значение врожденной удельной скорости естественного роста, которое в принципе достижимо, но окажется достигнутым лишь в том случае, если возрастная динамика выживания и плодовитости будет в течение долгого времени оставаться одной и той же. Если это условие выполнено, то удельная скорость роста популяции будет постепенно приближаться к r, а затем пребывать на этом постоянном уровне; в то же самое время возрастная структура популяции будет постепенно приближаться к стационарной (т. е. к «установившейся» — такой, что доля особей, приходящаяся на любой из возрастных классов, с течением времени не меняется; см. ниже). Если же, напротив, зависимость плодовитости и выживания от возраста подвержена изменениям, то будет постоянно изменяться и удельная скорость роста популяции,

и охарактеризовать ее каким бы то ни было единственным значением будет невозможно. Может показаться, что сказанное налагает очень жесткие ограничения на полезность вычисления r по таблице выживания организмов с перекрывающимися поколениями: в самом деле, неизменность возрастной динамики плодовитости и выживания в течение длительного промежутка времени — явление, в общем, весьма нечастое. И все же расчет r нередко бывает полезен для характеристики популяции с точки зрения ее «потенциала» — особенно тогда, когда преследуется цель какого-либо сопоставления (например, когда нужно сравнить ряд популяций одного и того же вида, обитающих в различных условиях, чтобы выяснить, какие из этих условий оказываются для организмов изучаемого вида наиболее благоприятными).

Наиболее правильный и точный способ расчета r состоит в решении уравнения

$$\Sigma e^{-rx} l_x m_x = 1, \qquad (4.4)$$ (Lotka, 1907),

где значения l_x и m_x взяты из когортной таблицы выживания и возрастной таблицы плодовитости, а e — основание натуральных логарифмов. Перед нами, однако, так называемое «неявное» уравнение, которое нельзя решить в явном виде относительно r (корень такого уравнения можно найти только путем последовательных приближений — итераций; в наше время подобные расчеты обычно выполняются с помощью ЭВМ); кроме того, уравнение это лишено сколько-нибудь ясного биологического смысла.

По всем этим причинам весьма употребительна заменяющая решение уравнения (4.4) приближенная формула, напоминающая уравнение (4.3), а именно

$$r \approx \ln R_0 / T_c, \qquad (4.5)$$

где T_c — «когортное время генерации» (вычисленное предварительно). Достоинство этого уравнения, как и уравнения (4.3), состоит в том, что в нем в явном виде выражена зависимость r от репродуктивного потенциала особей (R_0) и от времени генерации (T). Уравнение (4.5) обеспечивает неплохое приближение к истинному значению r в тех случаях, когда $R_0 \approx 1$ (т. е. когда численность популяции примерно постоянна), когда время генерации мало меняется или когда оба эти обстоятельства определенным образом сочетаются (May, 1976).

Оценить r по формуле (4.5) можно в том случае, если известно значение когортного времени генерации T_c. Оно же, согласно принятому определению, рассчитывается как среднее время, истекшее с момента рождения особи до момента рождения одного из ее потомков, и, подобно всякой средней величине, равно

Таблица 4.6. Когортная таблица выживания и возрастная таблица плодовитости морского желудя *Balanus glandula* из Пайл-Пойнт (о. Сан-Хуан, шт. Вашингтон) (Connell, 1970). Способы вычисления R_0, T_c и приблизительного оценивания r пояснены в тексте. Значения, помеченные звездочками, получены в результате интерполяции по кривой выживания.

Возраст в годах x	a_x	l_x	m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$
0	1 000 000	1,000	0	0	
1	62	0,0000620	4600	0,285	0,285
2	34	0,0000340	8700	0,296	0,592
3	20	0,0000200	11600	0,232	0,696
4	15,5*	0,0000155	12700	0,197	0,788
5	11	0,0000110	12700	0,140	0,700
6	6,5*	0,0000065	12700	0,082	0,492
7	2	0,0000020	12700	0,025	0,175
8	2	0,0000020	12700	0,025	0,200
				1,282	3,928

$R_0 = 1,282$ $T_c = \frac{3,928}{1,282} = 3,1$ $r \approx \frac{\ln R_0}{T_c} = 0,08014$

сумме всех этих промежутков времени по всему потомству, деленной на общую его численность, т. е.

$$T_c = \frac{\Sigma x l_x m_x}{\Sigma l_x m_x}$$

или

$$T_c = \frac{\Sigma x l_x m_x}{R_0}. \quad (4.6)$$

T_c равно истинному времени генерации (T) лишь приблизительно, ибо при расчете T_c никоим образом не учитывается то обстоятельство, что еще до завершения репродуктивной фазы родителя некоторые потомки достигнут зрелости и начнут размножаться.

Итак, при наличии таблицы выживания когорты организмов с перекрывающимися поколениями или с непрерывным размножением уравнения (4.6) и (4.5) позволяют рассчитать T_c и приближенную оценку r; иными словами, они позволяют получить необходимые обобщающие показатели. Конкретный пример приводится в табл. 4.6, где используются полученные Коннелом (Connell, 1970) данные по морскому желудю *Balanus glandula*. Любопытно, что «точное» значение r, вычисленное как корень

Таблица 4.7. Гипотетическая когортная таблица выживания и возрастная таблица плодовитости, а также рост численности модельной популяции, в которой отражаемая ими возрастная динамика остается неизменной. По этим же таблицам рассчитаны значения R_0, T_c, r (точное и приближенное) и R. Оценки R и r получены также по изменению численности популяции на девятом временно́м интервале.

Когортная таблица выживания и возрастная таблица плодовитости			Возрастная структура (в скобках — значения l_x из статической таблицы выживания)				
x	l_x	m_x	начальное состояние	после 1-го временного интервала	после 2-го временного интервала	после 8-го временного интервала	после 9-го временного интервала
0	1,000	0	1600(1,00)	1880(1,00)	2560(1,00)	12305(1,000)	15990(1,000)
1	0,100	5	100(0,063)	160(0,085)	188(0,073)	948(0,077)	1231(0,077)
2	0,060	15	60(0,038)	40(0,032)	96(0,038)	437(0,036)	569(0,036)
3	0,018	10	20(0,013)	18(0,010)	18(0,007)	101(0,008)	130(0,008)
4	0	—	0	0	0	0	0
						13791	17920

$R_0 = 1,58$

$T_c = 1,80$

$$r \approx \frac{\ln R_0}{T_c} = 0,254$$

$r = 0,262$

$e^r = R = 1,30$

$$\text{Оценка } R = \frac{17920}{13791} = 1,30$$

Оценка $r = \ln R = 0,262$

уравнения (4.4), равно 0,085, тогда как его приближенная оценка составила 0,080; в то же время T, полученное из уравнения (4.3), равно 2,9, а его оценка T_c составила 3,1. Очевидно, что в данном случае упрощенные биологически осмысленные аппроксимации обобщающих показателей оказываются вполне приемлемыми. Их значения показывают, что если бы возрастная динамика плодовитости и выживания оставалась неизменной, то происходило бы медленное нарастание численности популяции (в самом деле, r немного больше нуля), и скорость этого нарастания определялась бы сочетанием значений *а*) среднего числа потомков, оставляемых одной особью, равного 1,282 и *б*) времени генерации, равного примерно 3 годам.

В заключение настоящего раздела мы возвращаемся к вопросу о возрастном составе тех популяций, в которых возрастная динамика выживания и плодовитости в течение продолжительного промежутка времени не претерпевает никаких изменений. Табл. 4.7 показывает, что происходит с модельной популяцией, в которой выполняется это условие. В начальный момент возрастные классы 1, 2 и 3 содержат соответственно 100, 60 и 20 особей; в начале 1-го промежутка времени эти особи производят те 1600 особей, которые образуют нулевой возрастной класс; число 1600 определяется значениями средних возрастных индивидуальных плодовитостей из столбца m_x ($1600=100\cdot5+60\cdot15+20\cdot10$). В первом временно́м интервале численность каждого возрастного класса сокращается из-за смертности (величина которой определяется соответствующим значением из столбца l_x гипотетической когортной таблицы выживания), и в результате формируются численности возрастных классов 1, 2 и 3 «после первого временного интервала». Затем точно так же, как было проделано выше, рассчитывается численность нулевого возрастного класса (а именно 1880). Вся эта процедура была многократно повторена, чтобы показать, какой станет популяция через восемь и через девять временных интервалов.

Значения R_0, T_c, r (и точное, и приближенное) и R рассчитаны по когортной таблице выживания с помощью уравнений 4.4, 4.5 и 4.6; и, как нетрудно видеть, по истечении восьми промежутков времени численность модельной популяции и впрямь увеличивалась с удельной скоростью, равной r. Нетрудно видеть и то, что с этого момента возрастной состав популяции остается неизменным (это следует из сравнения последовательных статических таблиц выживания). Однако статические таблицы выживания дают искаженное представление об истинной возрастной динамике выживания — той, что отражена когортной таблицей выживания. Дело в том, что по достижении стационарной возрастной структуры каждое значение из статической таблицы выживания вычисляется по формуле $l_x e^{-rx}$, где l_x — соответствующее значение из когортной таблицы выжива-

ния. Эта формула показывает, что когортная таблица выживания совпадает со статической лишь тогда, когда численность популяции постоянна ($r=0$, $e^{-rx}=1$). Если численность популяции возрастает с постоянной удельной скоростью ($r>0$, $e^{-rx}<1$), то доля старших возрастных классов в статической таблице выживания занижена (по сравнению с когортной таблицей), причем тем в большей степени, чем он старше; если же численность популяции убывает ($r<0$, $e^{-rx}>1$), то доля старших возрастных классов оказывается завышенной. Таким образом, и возрастная динамика выживания и плодовитости, и асимптотическая удельная скорость роста численности, и стационарная возрастная структура популяции между собой тесно связаны. Мы еще вернемся к этому вопросу в разд. 4.10, когда будем обсуждать динамику народонаселения.

4.8. Однократное размножение при перекрывании поколений

Белый донник — облигатный двухлетник. — Растение с однократным размножением, жизненный цикл которого запрограммирован не столь жестко. — «И опять двадцать пять»: не в возрасте дело, а в стадии.

Вернемся теперь к рассмотрению различных типов жизненных циклов. При однократном размножении с перекрыванием поколений (рис. 4.5, *Д—Е*) размножение происходит во вполне определенное время года (репродуктивный сезон), в продолжение которого размножающиеся особи сосуществуют с развивающимися, но не размножающимися; при этом каждая особь участвует в размножении лишь однажды, а затем погибает. В простейшей форме такой жизненный цикл можно наблюдать у облигатных двухлетников. У таких организмов для завершения развития каждой особи требуются два лета и разделяющая их зима, но в репродуктивную фазу она вступает только один раз — на второе лето. Примером облигатного двухлетника может служить растущий в шт. Нью-Йорк белый донник *Melilotus albus* (Klemow, Raynal, 1981). На рис. 4.19 представлены кривые выживания двух когорт одной и той же популяции донника. Кривые построены следующим образом. На плане каждого из некоторого множества случайно расположенных постоянных опытных участков тщательнейшим образом отмечалось положение каждого растения. В 1976—1978 гг. такое картирование повторялось через каждые две недели (не считая двух зим, когда работе мешал снег). Полученные кривые выживания показывают, что, как это обычно бывает, смежные годы чем-то отличались (в 1977 г. лето было суше и жарче, чем в 1976 г.), но все же для обеих когорт была характерна примерно одинаковая

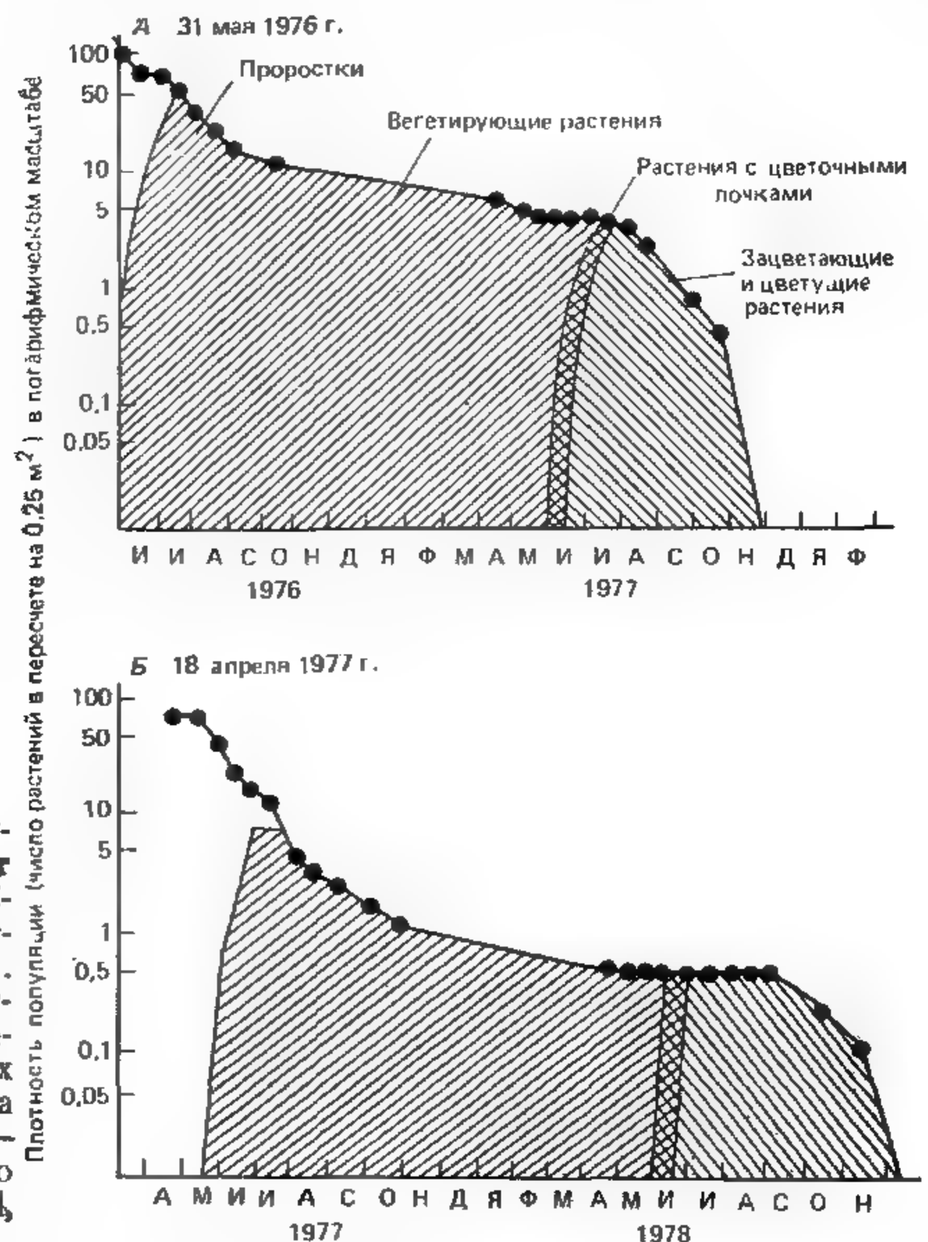


Рис. 4.19. Кривые выживания двух когорт белого доника *Melilotus albus* (облигатного двухлетника). Смертность проростков умеренная, укорененных вегетирующих растений — низкая, а отцветших растений — очень высокая. (По Klemow, Raynal, 1981.)

динамика выживания: в течение первого вегетационного сезона смертность была сравнительно высокой, а затем следовал период гораздо более низкой смертности, продолжавшийся до конца второго лета, когда смертность опять стремительно возрастала. Такая динамика тесно связана с облигатно двухлетним жизненным циклом *M. albus*. Превращение проростков во взрослые растения (в течение первого лета) сопровождалось их значительной гибелью. Затем, вплоть до отцветания и завершения размножения (осеменения), погибали лишь очень немногие растения. Все растения, дожившие до цветения, зацвели на второе лето, а до третьего не сохранилось ни одно растение.

Таким образом, у *M. albus* перекрываются не более чем два поколения: летом и осенью взошедшие весной молодые растения сосуществуют с растениями, размножающимися или готовящимися к размножению. Куда более типичным примером растения с однократным размножением и перекрывающимися поколения-

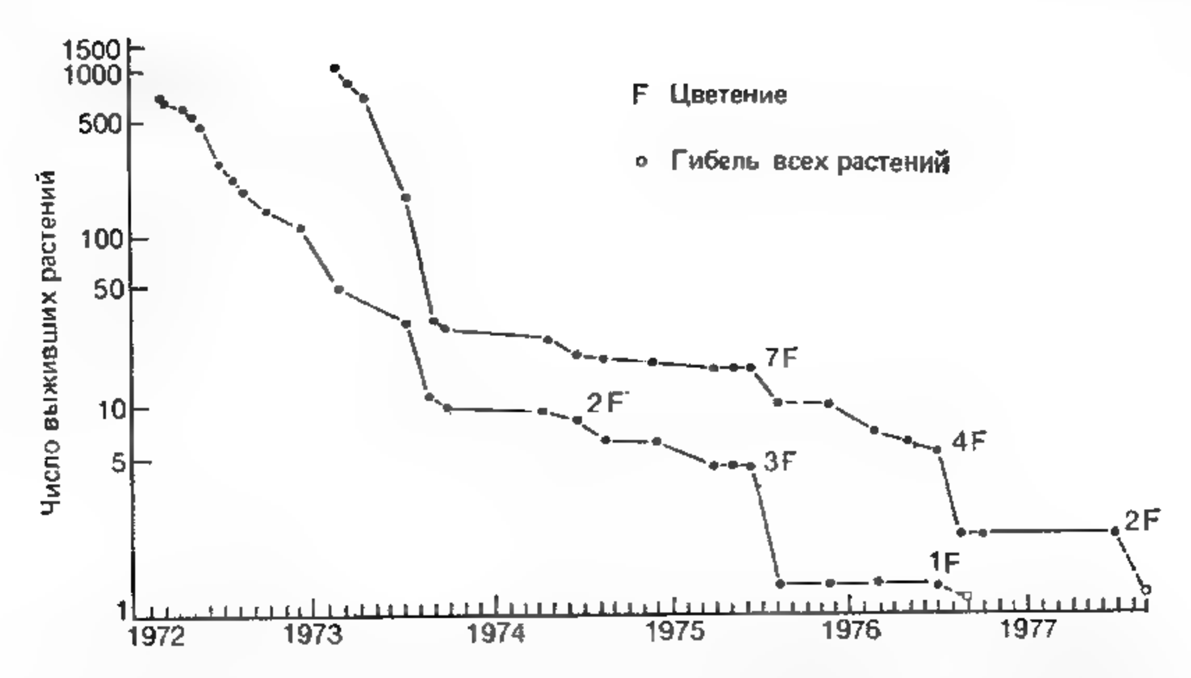


Рис. 4.20. Кривые выживания двух когорт *Grindelia lanceolata*. Смертность молодых растений умеренная, вегетирующих растений — низкая, а после каждого очередного цветения она резко возрастает. (По Baskin, Baskin, 1979.)

ми служит сложноцветное *Grindelia lanceolata*. Некоторые результаты изучения этого растения в шт. Теннесси (Baskin, Baskin, 1979) приведены на рис. 4.20. Как и на рис. 4.19, на нем вычерчены кривые выживания двух когорт. В случае *G. lanceolata* они были получены иным способом, а именно: в конце «сезонов прорастания» 1972 и 1973 гг. вокруг каждого из только что появившихся проростков укладывалось проволочное кольцо, а затем за помеченными таким образом когортами осуществлялось тщательное наблюдение — до тех самых пор, пока не погибало последнее растение. (Несмотря на перекрывание поколений, составлять когортные таблицы выживания для таких сравнительно недолговечных организмов, конечно же, легче, чем для организмов с многократным размножением, которым был посвящен разд. 4.6.)

Рис. 4.20 в определенных отношениях сходен с рис. 4.19. Основное различие между ними связано с тем, что *G. lanceolata* зацветала не на второй год, а на третий, четвертый или пятый. Но когда бы растение ни цвело, вскоре после цветения оно погибало. Это привело к появлению на кривых выживания почти вертикально ниспадающих уступов, соответствующих каждому цветению. Впрочем, если уступов этих во внимание не принимать, то становится ясно, что эти кривые (как и те, что изображены на рис. 4.19) указывают на низкую выживаемость развивающихся проростков, но высокую выживаемость взрослых растений, имевшую место вплоть до завершения размножения.

Особенности растений с однократным размножением и с «неопределенным» жизненным циклом в значительной мере отражают их модулярность и соответственно то обстоятельство,

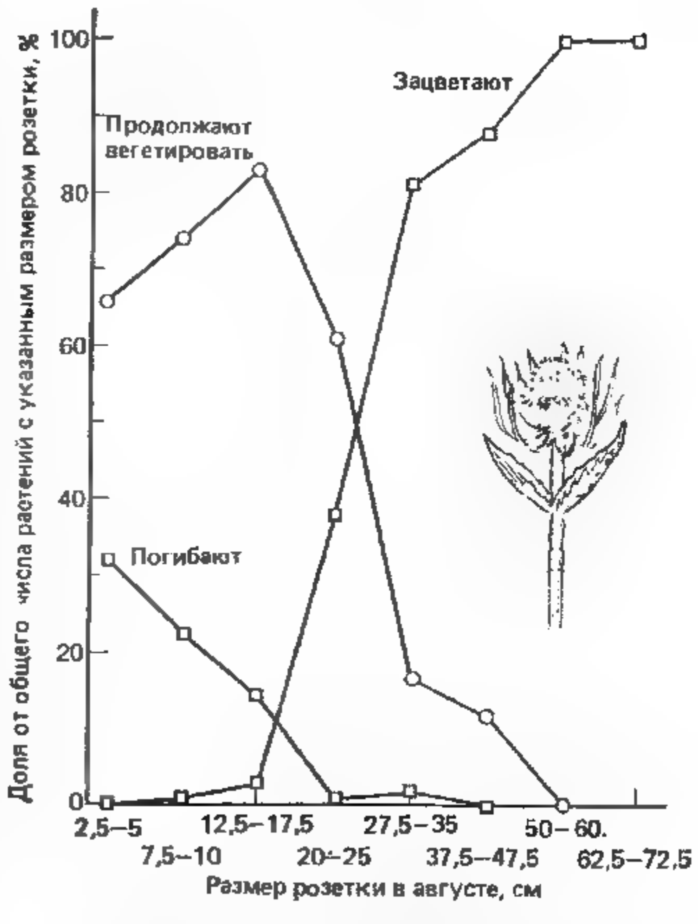


Рис. 4.21. То, что произойдет с отдельным растением сукновальной ворсянки (*Dipsacus fullonum*) на следующий год, зависит не от возраста растения, а от размера розетки в августе. (По Werner, 1975.)

что размер тела (т. е. степень модулярного разрастания) играет при определении судьбы особи большую роль, чем возраст. Вернер (Werner, 1975) продемонстрировал это при изучении популяций ворсянки *Dipsacys fullonum* (рис. 4.21); (ворсянка — растение с однократным размножением). Ворсянкой засевали участки, где ее раньше не было, а за проросшими растениями наблюдали в течение пяти лет. Все это время периодически регистрировали размеры прикорневых листовых розеток и физиологическое состояние растений (вегетация или цветение). Была обнаружена отчетливая зависимость вероятности преждевременной гибели (т. е. гибели до цветения) и зацветания растений от размеров розетки, причем у растений различного возраста (будь то двух- или четырехлетних) зависимость эта была по сути одной и той же.

В животном царстве организмы с однократным размножением и с перекрыванием поколений не столь обычны, как в растительном (не в последнюю очередь из-за того, что животные с однократным размножением вообще редки), но все же они есть. Таков, например, обыкновенный осьминог *Octopus vulgaris*. В Средиземном море продолжительность его жизни составляет 15—24 мес (Nixon, 1969). У самок во время полового созревания подавляется синтез белка в мышцах, быстро увеличиваются гонады, а другие органы и части тела в то же время теряют в весе (O'Dor, Wells, 1978). В конце концов высвобождается единственный в жизни родителя выводок молоди, после чего родитель погибает. Другой широко известный пример — многие лососи: они растут, не размножаясь, в течение ряда лет, чтобы затем одним решительным усилием подняться вверх по рекам и отнереститься.

4.9. Размножение, непрерывное по отношению к популяции и однократное по отношению к особи

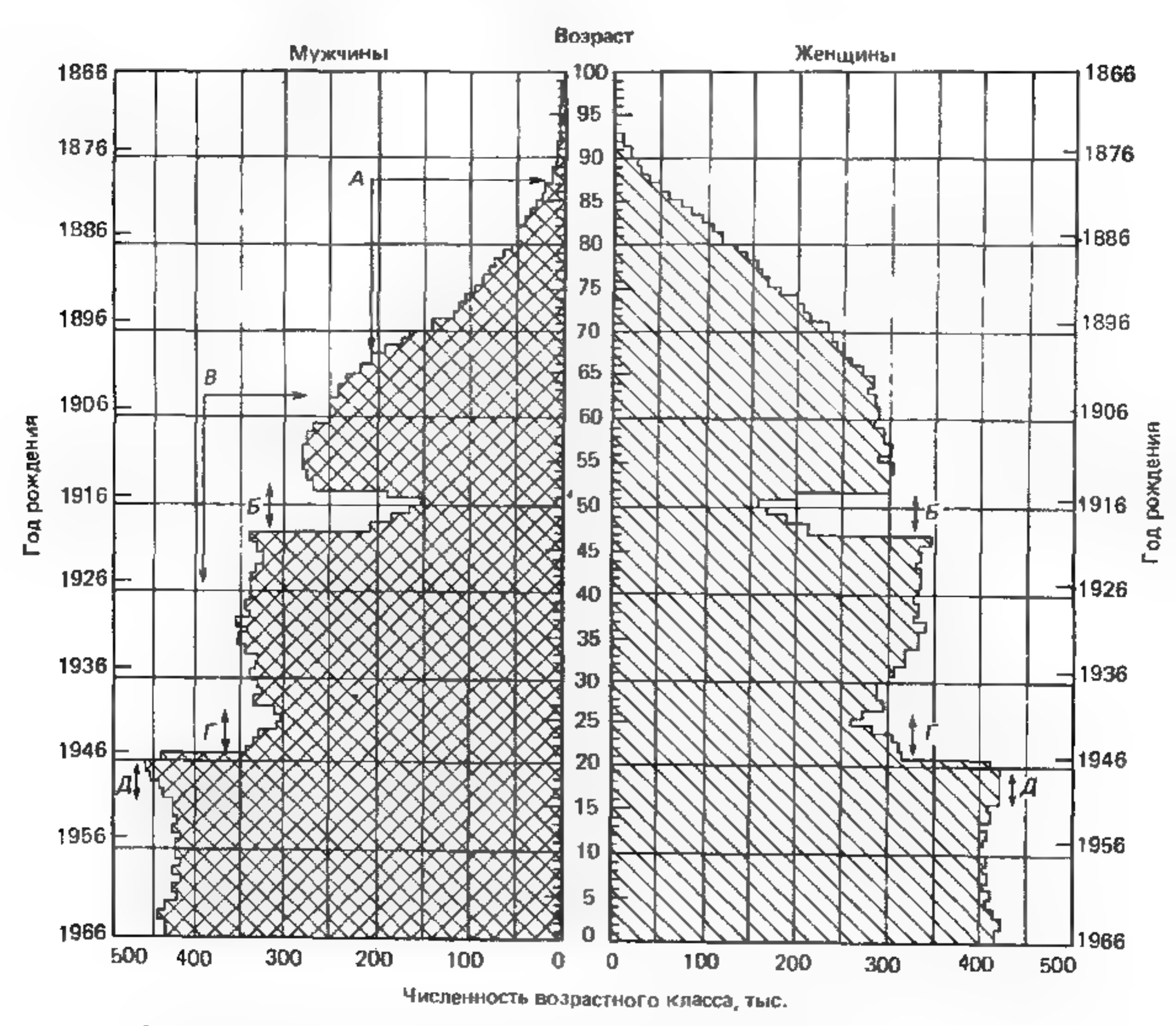
Отличие этой категории жизненных циклов (рис. 4.5, *Ж*) от предыдущей состоит в отсутствии какого бы то ни было особого репродуктивного сезона. Каждая особь размножается лишь один раз в жизни, но жизнь может начинаться в любое время в течение значительной части годового цикла; соответственно в любое время может наступить и размножение. Из всех пяти основных типов жизненных циклов этот, по-видимому, встречается реже всех остальных. Дело в том, что животных, которые размножались бы один раз в жизни, мало; мало также и растений, размножающихся однократно, но с равной вероятностью в течение значительной части года. Исключения, конечно, есть, и одну из основных их групп образуют те животные с однократным размножением, которые живут в неизменно благоприятных условиях. Например, осьминог *Octopus cyanea*: он, как и *O. vulgaris*, размножается один раз в жизни, но обитает в Индо-Пацифике, где условия существования почти неизменны и размножение может происходить в любое время года (van Heukelem, 1973).

4.10. Непрерывное многократное размножение: демография человека

Возрастная пирамида. — Виды на двухтысячный год.

Особенности жизненных циклов, входящих в эту последнюю из рассматриваемых нами категорий (рис. 4.5, *К*), надо думать, очевидны: каждая особь участвует в размножении многократно, а само размножение может происходить в любое время в продолжение всего года. Такие жизненные циклы встречаются, например, у организмов, обитающих там, где не наблюдается проявлений сезонности. Так бывает у некоторых обитателей тропиков, у многих паразитов и жителей искусственных местообитаний (таких, например, как зернохранилища), где постоянство условий обеспечивается деятельностью человека. Подобные жизненные циклы характерны и для тех организмов, которым происходящие во внешней среде сезонные сдвиги в сущности безразличны («безразличие» это объясняется особым совершенством физиологических механизмов); ярчайший тому пример — человек (*Homo sapiens*).

Количественное изучение численности, размещения, состава и динамики народонаселения составляет предмет самостоятельной и весьма развитой научной дисциплины. Для национального и международного планирования и для принятия решений различного рода демографические данные жизненно необходимы;



А Потери, понесенные во время первой мировой войны
Б Следы падения рождаемости во время первой мировой войны
В Потери, понесенные во время второй мировой войны
Г Следы падения рождаемости во время второй мировой войны
Д Следы "демобилизационного" всплеска рождаемости после второй мировой войны

Рис. 4.22. Возрастная пирамида населения Франции по состоянию на 1 января 1967 г. (По Shryock et al., 1976.)

способы анализа таблиц выживания были, кстати, первоначально разработаны для того, чтобы, исходя из ожидаемой продолжительности жизни человека, составлять правила страхования и пенсионного обеспечения. Вот так и получилось, что по объему и точности накопленной демографической информации ни одна популяция животных или растений не в состоянии сравниться с людьми.

На рис. 4.22 и 4.23 данные по возрастному составу народонаселения представлены так, как принято у демографов — в виде возрастных пирамид. Каждому возрастному классу соответствует лежачий столбик, длина которого изображает численность (или относительную численность) этого возрастного класса. Возрастную пирамиду составляют, укладывая эти столбики в вертикальный штабель в строго возрастном порядке: столбик,

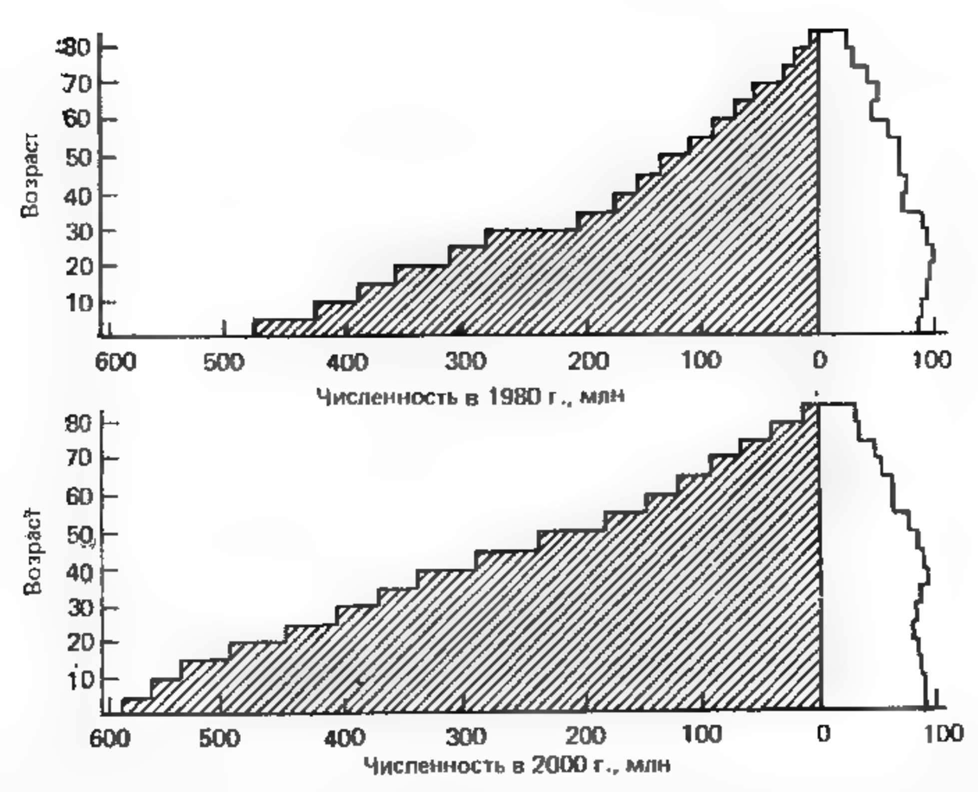


Рис. 4.23. Общая численность и возрастной состав населения развивающихся и развитых стран (соответственно заштрихованные и незаштрихованные части диаграмм слева и справа). Верхняя диаграмма соответствует состоянию на 1980 год, а нижняя — прогнозу ООН на 2000 год. (По May, 1980.)

соответствующий младшему возрастному классу, должен лежать в основании пирамиды, а столбик, соответствующий самому старшему возрастному классу, должен ее венчать. Рис. 4.22 показывает, как подобного рода данные можно объединить с историческими и социологическими и получить в результате вразумительную картину народонаселения целой страны (в данном случае Франции). Рис. 4.23 сопоставляет возрастной состав и численность населения «развивающихся» (т. е. попросту бедных) и развитых стран в 1980 г., а также иллюстрирует соответствующие прогнозы ООН на 2000 г. Возрастная пирамида населения развивающихся стран от основания к вершине резко сужается, тогда как стенка возрастной пирамиды населения развитых стран почти отвесна, а иной раз обладает даже «отрицательной крутизной» — до тех пор, покуда подъем не доходит до самых старших возрастных классов. Столь резкие различия отчасти объясняются тем, что в развивающихся странах рождаемость выше, а выживаемость ниже; однако, согласно разд. 4.7, они отражают еще и то, что население развивающихся стран стремительно увеличивается, тогда как население развитых стран если и увеличивается, то не слишком быстро.

Прогноз численности населения развивающихся стран на 2000 г. не может не встревожить — стоит лишь подумать о том, как прокормить такое множество людей. И в самом деле: пусть даже в течение предстоящего двадцатилетия рождаемость и вы-

живаемость, что весьма вероятно, изменятся и будут способствовать снижению скорости роста — народонаселение все равно намного возрастет, потому что множеству жителей развивающихся стран еще только предстоит вступить в детородный возраст. Явление это именуется «инерцией роста численности». Как писал Мэй (May, 1980), самой выразительной его иллюстрацией может служить следующий факт: если бы даже нулевого значения врожденной удельной скорости роста (r) (не фактического, а теоретического, т. е. вычисляемого по когортной таблице выживания как корень уравнения (4.4). — *Прим. перев.*) удалось достигнуть без малейшей задержки, то и в этом случае развивающиеся страны были бы обречены на увеличение общей численности своего населения примерно вдвое, а стабилизация наступила бы уже после удвоения (действительно, в разд. 4.7 мы выяснили, что для достижения асимптотического значения удельной скорости роста требуется известное время). Итак, хотя недавнее снижение рождаемости в развивающихся странах как будто утешает (или внушает неуместное благодушие?), мы все-таки должны смотреть правде в глаза и осознавать, что перед нами вырастает проблема воистину устрашающая.

4.11. Заключение: заглядывая вперед

Познакомившись с самыми разнообразными жизненными циклами, вполне естественно задать вопрос: а как так вышло, что у одних организмов жизненный цикл один, а у других — совсем иной? Прикидываться, будто экологам известен обстоятельный ответ на этот вопрос, было бы глупо; можно, однако, не сомневаться, что требуемый ответ будет опираться на концепцию естественного отбора и что в каком-то очень высоком смысле жизненные циклы соответствуют населяемой их обладателями среде. Попытаться уловить это соответствие — одна из важнейших задач современной экологии, захватывающий дух вызов; однако же прежде, чем принять этот вызов, надлежит повнимательнее присмотреться к тому, что же такое есть «среда». И вот тут-то придется признать, что для большинства организмов самое существенное в окружающем их мире — это другие организмы, живущие с ними по соседству. По этой причине попытки разобраться в жизненных циклах следует отложить до тех пор, покуда мы не разберемся во внутри- и межвидовых взаимодействиях (гл. 6—12). К жизненным циклам мы еще вернемся в гл. 14.

Глава 5

Миграции и расселение организмов в пространстве и во времени

5.1. Введение

Значение терминов «миграция» и «расселение». — Резких различий между миграцией и расселением не существует.

В природе все живые существа находятся там, где мы их встречаем, оттого, что они туда откуда-то переместились. Это относится даже к существам самым, казалось бы, что ни на есть сидячим, таким, как устрицы и секвойи. Перемещения организмов весьма разнообразны: от пассивного переноса, которому подвергаются семена ряда растений, до активных передвижений многих подвижных животных и их личинок. Столь же разнообразны и результаты всех этих перемещений: в одних случаях особи сбиваются в группы, в других — беспрестанно перераспределяются и перетасовываются, а в третьих — расселяются, тем самым разреживая скопления.

Термины «миграция» и «расселение» используются для обозначения вполне определенных разновидностей перемещения организмов. *Миграция* чаще всего понимается как массовое направленное перемещение множества особей данного вида из одного места в другое. Следовательно, термин этот употребим как по отношению к «классическим» миграциям (передвижениям полчищ саранчи, межконтинентальным перелетам птиц, трансатлантическим плаваниям угрей), так и по отношению к переселениям не столь грандиозным, подобным, например, перемещениям прибрежных животных вслед за приливами и отливами (см. разд. 5.3). Под *расселением* же чаще всего подразумевают удаление одних особей от других (например, от родителей, братьев или сестер); расселение бывает связано как с активным перемещением (ходьбой и бегом, плаванием, полетом), так и с пассивным переносом течением или ветром. Расселением, стало быть, следует именовать несколько видов перемещений: *а*) удаление семян растений или личинок морских звезд друг от друга и от своих родителей; *б*) перебегание полевок с одного участка луга или пастбища на другой (при этом на старом месте остаются «оседлые» особи, а убыль возмещается за счет перебегания других полевок в противоположном направлении); *в*) разлет связанных с сушей птиц по островам архипелага в поисках подходящего местообитания (или распространение тлей

по смешанному древостою и разнотравью в поисках подходящего растения).

В таком смысле оба этих термина («миграция» и «расселение») можно употреблять лишь по отношению к *группе* организмов, хотя на самом-то деле передвигаются отдельные особи (миграция — это массовое передвижение, а отдельная особь может «расселиться» лишь в том случае, если она в буквальном смысле разорвется на части; впрочем, именно так и бывает с генетами: они разрываются, а уж отдельные их части затем расселяются — см. разд. 5.8). Многие расселяющиеся организмы (особенно семена растений и личинки многих морских животных) попросту выбрасываются как попало в окружающую среду, а уж там, где им доведется осесть, они и должны постоять за себя в полную меру своих сил (правда, в некоторых случаях такие расселяющиеся организмы, возможно, обладают какими-то эволюционно сложившимися особенностями, влияющими на пространственный размах и на направление расселения таким образом, что вероятность отыскания подходящего местообитания несколько повышается). При этом расселяющиеся организмы точно так же, как и мигранты, могут перемещаться по направлению к тому местообитанию, где будет возможно их дальнейшее существование, или пребывать в движении до тех пор, пока не найдут такое место. Следовательно, на уровне отдельной особи отчетливых различий между миграцией и расселением не существует. И все-таки результаты этих процессов различны, причем различия эти достаточно велики для того, чтобы по ходу настоящей главы поговорить сначала о миграциях, а уж затем о расселении.

5.2. Закономерности размещения организмов в пространстве

Случайное, регулярное и групповое размещение.

Передвижение организмов сказывается на их размещении в пространстве, и поэтому обсуждению вопроса о перемещениях необходимо предпослать рассмотрение общих закономерностей пространственного размещения. Существуют три основных типа размещения (рис. 5.1); все они, однако, связаны между собой всевозможными взаимопереходами.

Случайное размещение (рис. 5.1, *А*) возникает тогда, когда любое место может быть занято организмом с одинаковой вероятностью и когда присутствие одного организма никоим образом не сказывается на присутствии другого. Если охватить популяцию, характеризующуюся случайным размещением, множеством небольших пробных площадок квадратной формы («квадратных проб»; см. с. 188—189), то распределение случай-

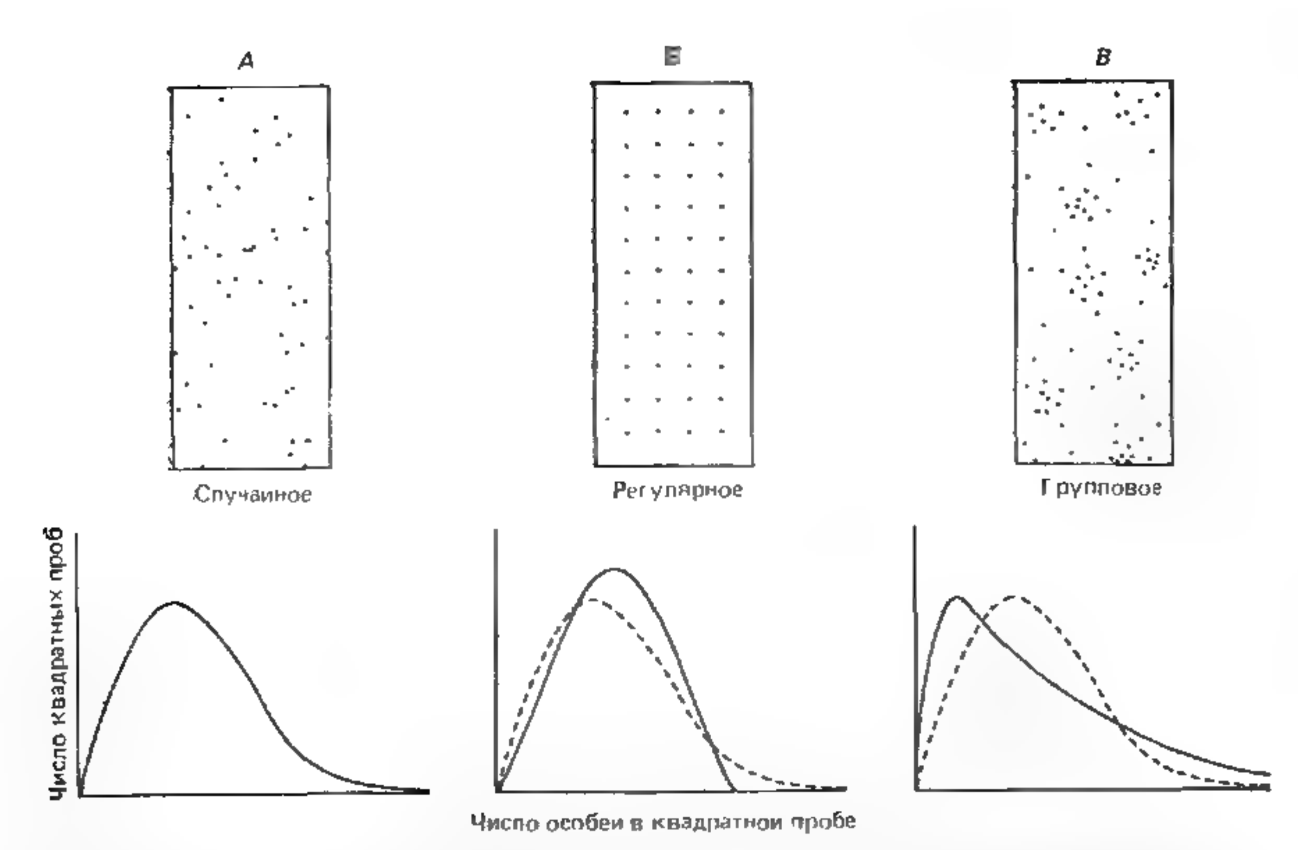


Рис. 5.1. Три основных типа размещения организмов в пространстве (*вверху*) и соответствующие им распределения частот квадратных проб, содержащих то или иное число организмов (*внизу*). Эти распределения были бы получены при выборочном обследовании популяций с соответствующими типами размещения. *А*. Случайное размещение. *Б*. Регулярное размещение. *В*. Групповое размещение. На графиках (*Б*) и (*В*) для сравнения штриховой линией вычерчен также график (*А*), характеризующий частотное распределение, соответствующее случайному размещению. При регулярном размещении число организмов в большей части квадратных проб примерно одно и то же. При групповом размещении обычно бывает довольно много квадратных проб с очень небольшим числом особей, а также довольно много таких проб, число особей в которых очень велико.

ного числа особей, оказавшихся в пределах одного квадрата, будет соответствовать типу, изображенному на нижней части рис. 5.1, *А*.

Регулярное размещение (именуемое также «единообразным», «равномерным» или «сверхрассеянным» — см. рис. 5.1, *Б*) возникает либо тогда, когда каждая из особей стремится избежать всех прочих, либо тогда, когда особи, оказавшиеся слишком близко от других особей, погибают или навсегда покидают популяцию. При этом модальная частота распределения, порождаемого серией квадратных проб, оказывается смещенной вправо по сравнению с модальной частотой случайного распределения (рис. 5.1, *Б*).

Групповое размещение (именуемое также «контагиозным», «пятнистым», «кучным» или «недорассеянным» — см. рис. 5.1, *В*) возникает либо тогда, когда все особи в большей или меньшей степени «привлекаются» к определенным участкам местообитания (или же, попав в пределы этих участков, с большей веро-

ятностью выживают), либо тогда, когда присутствие в данном месте одной особи привлекает к этому же месту (или порождает в этом же месте) других особей. При этом модальная частота распределения, порождаемого серией квадратных проб, оказывается смещенной влево по сравнению с модальной частотой случайного распределения (рис. 5.1, *В*).

Принадлежность размещения, обнаруживаемого при изучении некоторой группы организмов, к тому или иному типу в значительной степени зависит от пространственного масштаба, использованного в данном исследовании. Пояснить это можно на гипотетическом, но вполне правдоподобном примере. Вообразим тлей, живущих на деревьях определенного вида. В рамках любых достаточно крупных единиц пространства тли размещены агрегированно: все они сосредоточены на суше, в определенных частях света и, наконец, в лесах (а не в степях, лугах или каких-то иных местностях). Даже в пределах леса тли будут размещены пятнами: не на каких попало деревьях, а на своих деревьях-хозяевах. Если же ограничиваться только кронами отдельных деревьев и пользоваться пробным квадратом площадью 25 см^2 (что примерно соответствует площади листа), то, вероятно, откроется иная картина: может оказаться, что тли размещены случайно. Случайно, но лишь по дереву в целом: стоит перейти к квадратикам в 1 см^2, и могут появиться признаки регулярного размещения — ведь тли, находящиеся на поверхности одного и того же листа, друг друга избегают. Вопросы, связанные с количественным описанием и истолкованием пространственных размещений, обсуждаются в работах Саутвуда (Southwood, 1978a), Кершоу (Kershaw, 1975) и Грейг-Смита (Greig-Smith, 1984). В гл. 12 мы расскажем, каким образом для более детального описания регулярного и группового размещения можно использовать биномиальное распределение вероятностей.

5.3. Закономерности миграций

5.3.1. Ежесуточные и приливно-отливные миграции

Популяции многих организмов в течение жизни неоднократно перемещаются из одного местообитания в другое и возвращаются назад. Продолжительность цикла миграций может измеряться часами, днями, месяцами или годами. В некоторых случаях результат этих перемещений таков, что организмы все время пребывают в однотипной среде. Так бывает у живущих возле уреза воды крабов: они то удаляются от берега вслед за отливом, то приближаются к нему вместе с приливом.

Во многих других случаях миграции приводят к результату совершенно противоположному, а именно к тому, что в течение своей жизни каждая особь попеременно пребывает то в одном,

то в другом из двух разнотипных местообитаний. Например, планктонные водоросли (и в море, и в пресноводных озерах) ночью погружаются на глубину, а днем всплывают к поверхности воды. Видимо, на глубине (в гиполимнионе) они запасаются фосфором (а также, возможно, другими биогенными элементами), а уж затем возвращаются в приповерхностные слои (в эпилимнион) и фотосинтезируют (Salonen et al., 1984). Столь же регулярно, подчиняясь 24-часовому циклу чередования активной жизнедеятельности и покоя, перебираются из одного местообитания в другое и самые разнообразные подвижные животные — птицы, летучие мыши, слизни, улитки и многие другие. В результате своих ежесуточных перемещений на время отдыха они, как правило, собираются в плотные скопления, а на время кормления — удаляются друг от друга и рассеиваются. Большая часть улиток, например, проводит день в покое, сосредоточившись в сырых уголках; ночью те же самые улитки предпринимают активные поиски пищи. Таким образом, фундаментальные экологические ниши всех подобных видов таковы, что необходимым условием «попадания» в них является ежесуточное циклическое чередование двух существенно различных местообитаний. У каждого отдельного организма повторение этих суточных циклов продолжается всю жизнь.

5.3.2. Сезонные переселения из одного местообитания в другое

Сезонные переселения совершают многие подвижные организмы. Участки среды обитания, в которых имеются необходимые ресурсы, с переменой времен года смещаются, и популяции переселяются из одних участков в другие, совсем иного типа. Примером могут служить вертикальные миграции населяющих горные области травоядных животных. Так, благородные и чернохвостые олени на лето откочевывают в высокогорье, а на зиму возвращаются вниз, в долины. (Между прочим, эти ежегодные высотные перекочевки ярко отразились на способах содержания домашних животных в горных районах. В летнее время крупный рогатый скот, овцы, козы и даже свиньи отгоняются на высокогорные пастбища; пастухами при этом зачастую бывают женщины и дети, а мужчины во время отгона косят на долинных лугах сено. На зиму скот опять пригоняется в долины и кормится запасенным сеном.) В этих случаях в результате переселений животные обычно получают возможность всегда кормиться там, где складываются наилучшие к тому условия; со сменой времен года они перемещаются и тем самым избегают значительных колебаний погодных условий и обилия корма, с каковыми неизбежно столкнулись бы, если бы пребывали в одной и той же местности постоянно.

Такие переселения любопытно сопоставить с «миграциями» земноводных (лягушек, жаб, тритонов) между нерестовыми водоемами, куда они собираются весной, и сушей, где они проводят всю остальную часть года. Молодь (головастики) развивается в воде, потребляя при этом пищу, не похожую на ту, что впоследствии поедают на суше взрослые животные. Для размножения они возвращаются в тот же самый водоем, на время образуя очень плотные скопления, а затем разбредаются и вне водоема живут порознь. На протяжении жизни каждая особь может возвращаться в водоем несколько раз (рис. 5.2).

5.3.3. Миграции на большие расстояния

Издержки дальних странствий и их выгоды.

Наиболее замечательны миграции, связанные с преодолением огромных расстояний. Коль скоро речь заходит о наземных животных Северного полушария, то переселения такие чаще всего состоят в весеннем перемещении на север, где обилия пищи можно ожидать лишь в теплое летнее время, и в осеннем перемещении на юг, в саванны, изобилующие кормом лишь по окончании сезона дождей. По-видимому, дальние миграции — это почти всегда перекочевки между двумя областями, в каждой из которых пищи бывает вдоволь, но изобилие это держится недолго. Сезоны относительного изобилия в этих областях чередуются с сезонами бескормицы, и круглогодичное пребывание там многочисленных оседлых популяций невозможно. Так, например, ласточки, ежегодно прилетающие в Южную Африку, намного многочисленнее своих оседлых сородичей. В течение всего года там в состоянии прокормиться лишь весьма немногочисленная оседлая популяция, но в кормный сезон пищи бывает гораздо больше, чем могут съесть оседлые птицы. Из всех животных, размножающихся в палеарктической области (в умеренном поясе Европы и Азии), а на зиму откочевывающих, 98% (по числу видов) зимуют в Африке — в тропическом редколесье и в саванне (т. е. среди листопадной растительности), и прибытие их совпадает обычно с созреванием богатейшего урожая семян доминирующих травянистых растений.

Прибытие таких переселенцев порой резко повышает разнообразие местного животного мира. Моро (Moreau, 1952) подсчитал, что из 589 видов птиц, размножающихся в палеарктике (морские птицы в расчет не принимались), 40% зимуют за ее пределами.

Конечно, на преодоление расстояний между такими географически удаленными областями расходуется метаболическая энергия, но приходится допустить, что все эти расходы окупаются выгодами, проистекающими от повышенной обеспеченности



Рис. 5.2. Закономерности миграций в связи с жизненными циклами

пищей. Гнездящиеся на Аляске каменки по два раза в год покрывают расстояние примерно в 11 тыс. км, отделяющее Аляску от Африки. Полярные крачки ежегодно переселяются от своих арктических гнездовий в многолетние антарктические льды и возвращаются обратно, а это примерно 16 тыс. км в один конец (впрочем, в отличие от многих других перелетных птиц крачки могут в пути подкормиться). Крачки, гнездящиеся на востоке Канады, по пути на юг дважды пересекают Атлантический океан (рис. 5.3).

Бывает и так, что в разных местах птицы одного и того же вида ведут себя по-разному. Из Швеции и Финляндии все зарянки (*Erithacus rubecula*) на зиму улетают, а на Канарских островах такие же зарянки живут круглый год. Зарянки боль-

шей части «промежуточных» областей частью перелетны, а частью оседлы (Lack, 1954).

В общем мигрирующие животные не характерны для тропических дождевых и вечнозеленых горных лесов: сезонные колебания биологической продуктивности выражены там слабее, и вероятность использования всех имеющихся ресурсов оседлыми популяциями выше.

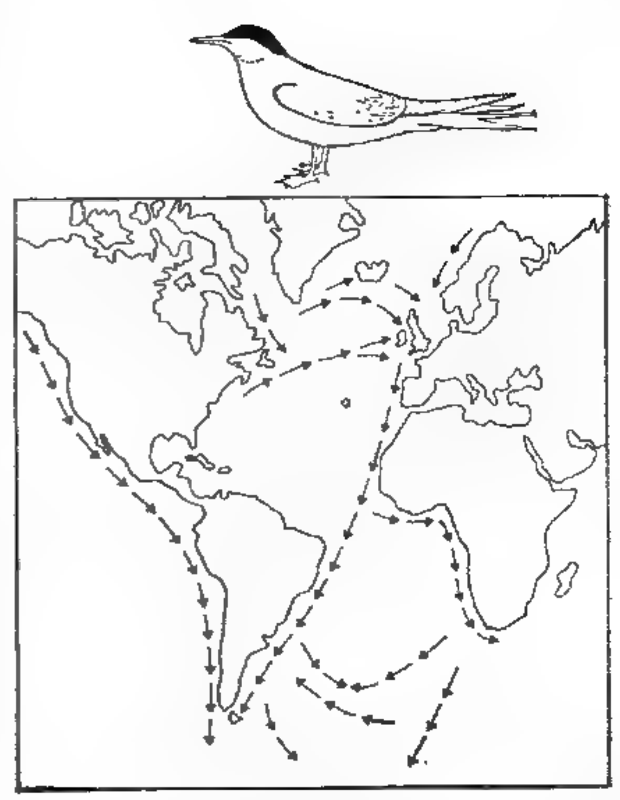


Рис. 5.3. Миграционные пути полярной крачки (*Sterna paradisaea*). (Из Kullenberg, 1946.)

То, что мы знаем о дальних миграциях, относится прежде всего к перелетам птиц. Дело в том, что окольцевать птицу сравнительно легко, да и наблюдателей-орнитологов великое множество. Однако миграции широко распространены и в других группах животных. Живущие в Южном полушарии гладкие киты летом перемещаются к югу и нагуливают жир в изобилующих кормом антарктических водах. Зимой они уходят на север, в тропические и субтропические воды, и там размножаются (а едят при этом мало). Северные олени каждый год проделывают путь в несколько сотен миль, перебираясь из северной части лесной зоны в тундру и обратно. Синие тунцы нерестятся в апреле — мае в Средиземном море, а затем мигрируют в северную часть Северного моря. Во всех приведенных примерах (рис. 5.2) каждая особь «мигрирующего вида» может в течение своей жизни несколько раз переселиться в оба конца. Не исключено, стало быть (по крайней мере теоретически), что она запоминает маршрут и ориентируется по наземным приметам, а также по геомагнитному полю и (или) по положению Солнца и звезд (см. Baker, 1982).

5.3.4. Миграции по схеме «один раз туда — один раз обратно»

Угри и лососи. — Данаида.

Многие мигрирующие животные за всю свою жизнь проделывают путь «туда и обратно» всего лишь один раз. Рождаются они в одном местообитании, растут по преимуществу в другом, а затем возвращаются туда, где появились на свет, чтобы оставить потомство и умереть. Классические примеры — угорь и

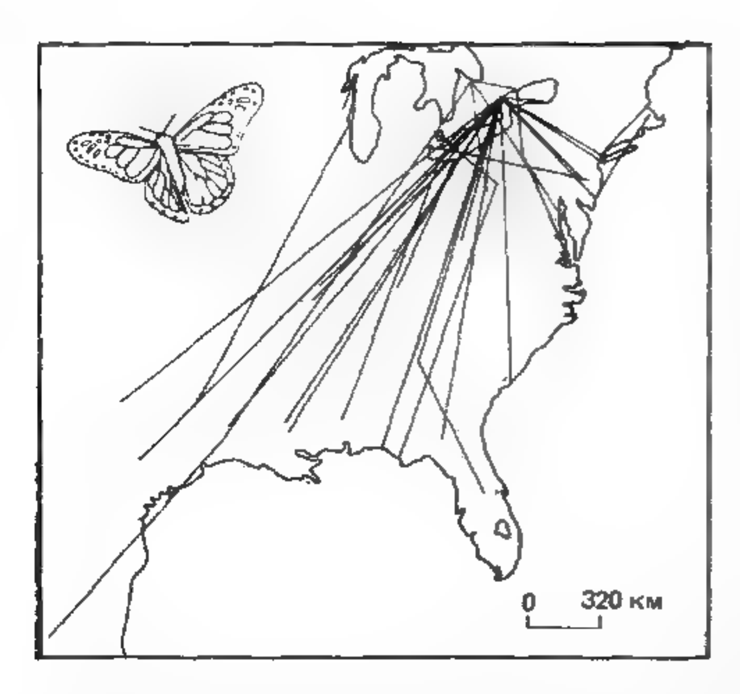


Рис. 5.4. Линии, соединяющие места выпуска меченых данаид (*Danaus plexippus*) с местами их повторного отлова; эти линии дают представление о расстояниях, преодолеваемых данаидами в восточной части Северной Америки при их ежегодных миграциях с севера на юг. (Из Urquhart, 1960.)

проходные лососи. Считается, что европейский речной угорь, покидая реки, озера и водохранилища Европы, пересекает Атлантику и добирается до Саргассова моря, где он нерестится и погибает (хотя на самом-то деле ни нерестовые особи, ни икринки там никому и никогда не попадались). Похожее путешествие предпринимают и американские угри, скатывающиеся в море из рек и озер обширнейшей области — от «трех Гвиан» на юге до юго-западной Гренландии на севере. Потом отродившаяся в море молодь возвращается в пресноводные водоемы; там рыбы растут и достигают половой зрелости, а уж половозрелые особи опять плывут в Саргассово море.

Таков же примерно и миграционный цикл лососей; разница в том, что зародыши и молодь лососей развиваются в пресных водах, а созревают они в море. Достигнув зрелости, лососи возвращаются на свои пресноводные нерестилища и выметывают половые продукты. Тихоокеанские лососи, отнерестившись, в море уже не возвращаются, а все до одного погибают. Погибают после нереста и многие атлантические (благородные) лососи, но некоторые выживают, опять скатываются в море и впоследствии опять поднимаются в реки на нерест.

Прежним объяснением уже так просто не отделаешься: миграции такого типа едва ли сводятся просто к передвижениям между двумя местообитаниями, каждое из которых в определенное время года изобилует каким-то ресурсом. Нелегко в подобных случаях допустить и то, что животные могут обладать какой-либо сложившейся на основе обучения способностью угадывать направление движения. Тем не менее хорошо известно, что многие лососи возвращаются на нерест именно в те реки, где они родились.

Сходен с описанным и миграционный цикл бабочки-данаиды *Danaus plexippus* (рис. 5.4). На лето популяции этих бабочек переселяются на север Соединенных Штатов и в Канаду, где происходит размножение, а на зиму откочевывают на юг — во Флориду и Калифорнию. Во время зимовки бабочки не раз-

множаются. Те же самые особи, что прилетели на зимовку, весной могут вернуться на север, но, судя по всему, каждая отдельная особь пускается в обратный путь не более одного раза. Примерно такие же (правда, не столь дальние) путешествия «с одноразовым билетом туда и обратно» можно обнаружить и при изучении жизненных циклов ряда других насекомых: чешуекрылых, ручейников и веснянок. Первую половину жизни насекомое проводит в одном местообитании (личинка бабочки — на кормовом растении, личинка ручейника — на дне водоема), а превратившись в половозрелую взрослую особь, переселяется в другое; туда же, где прошла его молодость, оно возвращается лишь затем, чтобы отложить яйца.

5.3.5. Переселения в «один конец»

У многих мигрирующих животных переселение для каждой отдельной особи всегда оказывается «поездкой в один конец». В Европе некоторые бабочки — шафранная желтушка (*Colias croceus*), адмирал (*Vanessa atalanta*) и репейница (*Vanessa cardui*) — размножаются в обоих «концах». Бабочки, прилетающие летом на Британские острова, размножаются, а их потомство осенью улетает на юг и размножается в Средиземноморье, откуда новое поколение следующим летом опять перебирается на север.

5.3.6. Факторы, способствующие образованию скоплений

Скопления могут возникать из-за выбора одного и того же местообитания. — Скопления могут возникать из-за влечения особей друг к другу. — Скопление — «толпа себялюбцев». — Быстрое насыщение хищника. — Размещение в пространстве как некий компромисс.

Все миграции, рассмотренные в приведенных выше примерах, приводят обычно к скоплению особей. К тому же жизненные циклы бывают, как правило, *синхронизированы,* так что массовое переселение оказывается втиснутым в узкие временные рамки (оно приходится на вполне определенный отрезок годового цикла). К столь же непродолжительным сезонным периодам приурочены обыкновенно и такие события, как прорастание семян, выход насекомых из диапаузы, раскрытие почек на деревьях, а также появление потомства у птиц и млекопитающих и пополнение «взрослой» части популяции молодняком (см. разд. 5.7).

В подавляющем большинстве случаев основная причина образования скоплений в пространстве и синхронизации жизнедеятельности всех особей популяции (т. е. «скопления» во вре-

мени) состоит в одновременном (но при этом независимом) сосредоточении множества особей в наиболее подходящем для них месте и в самое подходящее время года. Иными словами, каждый индивидуум сам по себе тяготеет к «подходящему» местообитанию, а в результате скапливается в подобных местообитаниях вся популяция. Впрочем, близкое пространственно-временнóе соседство одних организмов с другими может оказаться для них в некоторых отношениях небесполезным. Иногда высказывалось мнение, что одна из выгод близкого соседства состоит в тех преимуществах, которые оно дает популяции или виду в целом. Например, «альтруистические» предупреждающие крики, издаваемые одной особью, помогут обезопасить других особей лишь постольку, поскольку особи сосредоточены в одном и том же скоплении (а не разбросаны поодиночке). Однако эволюция посредством такого «группового отбора» возможна лишь в случае выполнения очень жестких условий. Следовательно, если мы хотим установить, в чем состоят основные выгоды образования скоплений, то нам придется выяснить, какие преимущества оно дает отдельным особям (обсуждение этого вопроса можно найти в увлекательной книге Докинса «Эгоистичный ген» (Dawkins, 1976)).

Красивая и стройная теория, объясняющая, какие именно селективные преимущества получает в скоплении отдельная особь, была предложена Гамильтоном в статье «Геометрия для стада себялюбцев» (Hamilton, 1971). Суть этой теории в следующем. Гамильтон утверждал, что данная особь может уменьшить опасность, угрожающую ей со стороны хищника, если займет такое положение, что между ней и хищником окажется еще одна потенциальная жертва (т. е. другая особь). Коль скоро так поступает множество особей, то в результате неизбежно возникает скопление. «Зона опасности» в стае — ее периферия; стало быть, если особь, в силу своего социального статуса способная, примкнув к стае, пробиться в ее середину, именно так себя и поведет, то она повысит свою приспособленность. Можно, по-видимому, ожидать, что в тех случаях, когда склонность сбиваться в стаи объясняется «по Гамильтону», подчиненные особи вытесняются на периферию — в «зону риска». У северных оленей и лесных голубей (вяхирей), например, именно так скорее всего и бывает: пришельцу порой приходится прибиваться к стаду (или к стае) с краю, где жизнь небезопасна; пробиться же в гущу скопления, где поспокойней, такой пришелец может лишь в результате некоторого «социального взаимодействия» (Murton et al., 1966). Причина повышения приспособленности отдельных особей при «групповом существовании» может быть и иной: близкое соседство помогает вовремя обнаружить хищника, совместными усилиями легче отразить его нападение и проч. (см. Pulliam, Curaco, 1984).

Принцип «стада себялюбцев» описан нами применительно к скоплению организмов в пространстве, но он в той же мере применим и к объяснению «скопления» их во времени (т. е. одновременного их появления). Аномальная особь, появившаяся где-то либо слишком рано, либо слишком поздно, может подвергнуться большей опасности быть съеденной, чем особи-конформисты, которых в популяции большинство. «Затоваривая рынок», они делят риск на всех и тем самым уменьшают долю, причитающуюся каждому. Один из самых замечательных примеров такой синхронизации дают так называемые периодические цикады. Они превращаются во взрослых особей и выходят на свет разом, просуществовав 13 или 17 лет в почве в виде нимф. Нечто подобное происходит и со многими бамбуками: растения зацветают и осеменяются одновременно, причем у некоторых бамбуков от одного массового цветения до другого проходит целое столетие. В результате значительная часть очередного «небывалого» урожая никем не поедается: потребители не в состоянии размножиться так быстро, чтобы поспеть за нахлынувшим изобилием (Janzen, 1976).

Существует множество иных ситуаций, в которых отдельная особь, присоединяясь к другим особям, может в чем-то выиграть. Образование скоплений порой повышает эффективность поисков пищи (особенно тогда, когда и сама пища размещена кучно). Когда птицы в летящей стае выстраиваются надлежащим образом (в «шеренги», «клинья», «уступы» и т. д. — *Прим. перев.*), крылья их в силу ряда аэродинамических эффектов обретают бо́льшую подъемную силу. В силу же гидродинамических эффектов определенные преимущества приобретает, по-видимому, и плывущая со стаей рыба. Вместе с тем, действует и отбор, который может быть направлен против образования скоплений (как в пространстве, так и во времени). Первостепенный фактор такого отбора — это, конечно же, скученность, исчерпание ресурсов и конкуренция (см. гл. 6; то́ же, что между многочисленными особями, сосредоточенными в одном и том же месте или появившимися в одно и то же время, возникнет конкуренция, весьма вероятно). Вдобавок внимание хищника иной раз привлекает именно группа. В целом всякое размещение организмов в пространстве неизбежно являет собой итог взаимного противодействия «сил взаимопритяжения» (возникающих из-за тяготения к одним и тем же условиям существования и из-за преимуществ жизни в группе) и «сил взаимного отталкивания» (возникающих из-за переуплотнения и из-за издержек совместной жизни).

5.4. Расселение

5.4.1. Расселение как бегство и расселение ради открытия

Открытие в результате изучения и открытие случайное. — *Одни животные более склонны к расселению, чем другие, но в какой-то мере расселяться приходится всем.*

Расселение — термин, применяемый для обозначения явления, состоящего в том, что особи покидают непосредственное окружение своих родителей и соседей и тем самым разреживают скопления; понятно, что расселение способно снять остроту проблемы местного перенаселения. Но расселение — не всегда просто «бегство»: оно часто бывает в немалой мере сопряжено с открытием. Полезно различать два типа такого «поискового расселения» (Baker, 1978). Во-первых, бывает такое расселение, при котором особи посещают и «обследуют» множество участков, а под конец возвращаются в один из них (надо думать, подходящий) и уж там обосновываются. Во-вторых, бывает и такое расселение, при котором особи посещают одно место за другим, а потом попросту останавливаются (без малейшего намека на «возвращение» в заранее присмотренное место). В пределах последнего типа расселения можно различать такие случаи, когда остановка самому переселенцу подвластна, и такие, когда она им никак не контролируется.

Распространение семян растений носит характер «исследования», а от самих семян ни в коей мере не зависит. Стало быть, открытие, коль скоро таковое и случится, — это для семени дело случая (правда, вероятность попадания семени в подходящее место может повыситься, если оно наделено особыми расселительными приспособлениями). А вот расселение животных может подпасть под любую из трех выделенных выше категорий. Некоторые животные, например самые обыкновенные пресноводные беспозвоночные, о которых речь пойдет ниже (с. 259), расселяются по сути так же, как и семена растений. О многих других животных не скажешь, что они что-то «изучают», но вопрос о том, где же в конце концов поселиться, они определенно решают сами и прерывают странствие лишь тогда, когда попадают в подходящее место. Таковы, например, в большинстве своем тли. Способность тлей (даже крылатых) к полету слишком слаба, чтобы противостоять господствующему ветру. Но вот взлет с того места, где они отродились, как и выпадение из воздушного потока — в их власти. Если место первоначального поселения оказывается неудовлетворительным, то они совершают дополнительные (часто недальние) перелеты. Таким образом, расселение тлей сопряжено с «открытиями», зависящими от них самих.

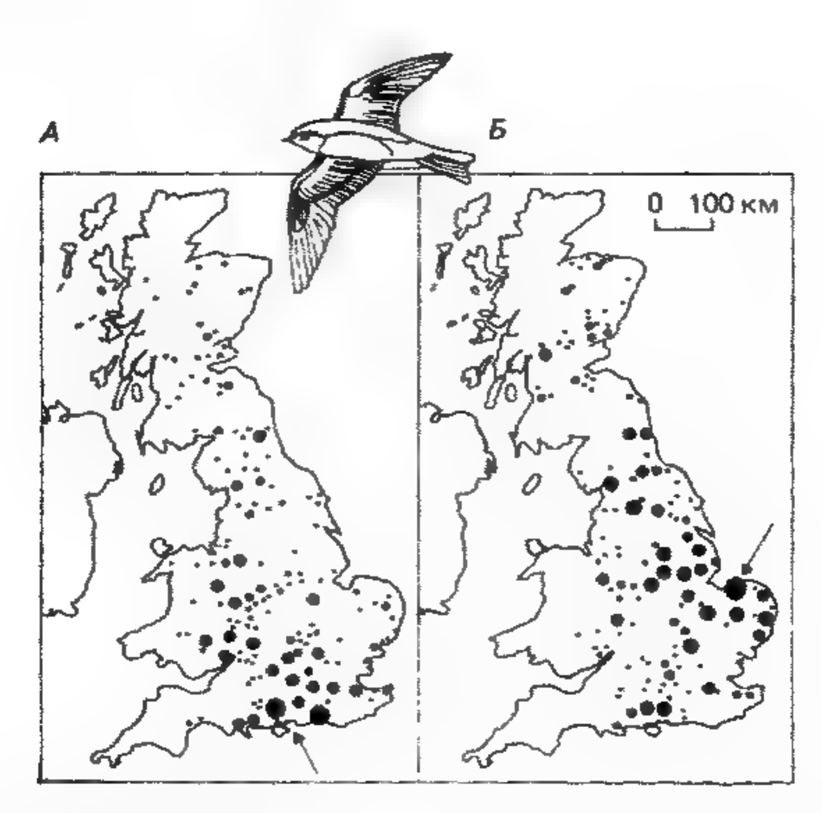


Рис. 5.5. Расселение покинувших гнезда ласточек-береговушек (*Riparia riparia*). Стрелками указано местонахождение двух гнездовых колоний на территории Англии: Чичестер (*А*) и Фенланд (*Б*). Многочисленные колонии на территории Великобритании отмечены кружками; размер кружка соответствует числу меченых особей, прилетевших из Чичестера или Фенланда и пойманных в отмеченной этим кружком колонии. Исходными данными служили результаты выполнявшихся в ряде колоний подсчетов повторно отловленных молодых птиц, ранее в том же году окольцованных (в каждой колонии подсчитывались птицы, окольцованные в той же самой колонии, и птицы, окольцованные в других колониях). (Из Mead, Harrison, 1979.)

О числе видов животных, расселение которых носит по-настоящему «исследовательский» характер, судить трудно главным образом потому, что отсутствуют необходимые данные. Мало знать, откуда животное пустилось в путь и где его окончило; необходимо также, ничего не упустив, выяснить, где оно по пути побывало. Те сведения, которыми исследователи все-таки располагают, позволяют предположить, что расселение, связанное с исследовательской активностью, встречается на удивление часто (Baker, 1982). Один из примеров такого расселения пояснен рис. 5.5. На нем изображена карта Великобритании с указанием тех мест, где в последние недели лета побывали оперившиеся и покинувшие родительские гнезда береговушки (Mead, Harrison, 1979). Разлетевшись сначала по разным местам, осенью они улетели на юг, а следующей весной возвратились. Примечательно, что 55% доживших до возвращения молодых ласточек свили гнезда в непосредственной близости от своей родной колонии, 87% — не далее чем в 10 км и лишь 2% — на расстоянии более 100 км от нее. Все это определенно выглядит так, будто расселение подросших слетков представля-

Таблица 5.1. Способность насекомых совершать миграции или перелеты в зависимости от долговечности их местообитаний. (Местообитания долговечные: озера, реки, ручьи, каналы, деревья, кустарники, солоноводные марши, леса. Местообитания временные: пруды, канавы, лужи, однолетние растения, многолетние растения (но не климаксная растительность), пашни). (По Johnson, 1969.)

	Местообитания долговечные	Местообитания временные
Разнокрылые стрекозы Британских о-вов		
Общее число видов	20	23
Число видов с выраженной расселительной фазой	6	13
Крупные чешуекрылые Британских о-вов		
Общее число видов	594	181
Число видов с выраженной расселительной фазой	14	42
Водные жуки Британских о-вов		
Общее число видов	52	127
Число летающих видов	13	81
Число нелетающих видов	20	9
Число видов, отчасти способных к полету	19	37

ло собой попытку изучения пригодности тех или иных участков для будущего гнездования.

Каковы бы ни были конкретные причины и механизмы расселения организмов каждого данного вида, расселяются любые организмы. Некоторые, однако, склонны к расселению более, нежели другие. Сравним, например, насекомых, населяющих временные и более или менее долговечные местообитания (табл. 5.1). У первых расселительная фаза бывает выражена более четко, чем у вторых. Точно так же весьма склонны к расселению птицы, которых называют «отпетыми бродягами» (Diamond, 1973; Diamond, May, 1976); они успешно заселяют дотоле необитаемые острова, но когда на тех же островах поселяются другие птицы, «бродяги» там уже не задерживаются. Классический пример такого «отпетого бродяги» — голубь *Macropygia mackinlayi* (рис. 5.6). Он встречается только на мелких островах архипелага Бисмарка (к востоку от Новой Гвинеи), орнитофауна которых очень небогата. Полная противоположность этому голубю — кукушка *Centropus violaceus:* она поселяется на островах поздно — только тогда, когда там уже много других птиц.

Вообще говоря, для организмов, приуроченных к переходящим стадиям преобразования сообществ («сукцессии» — см.

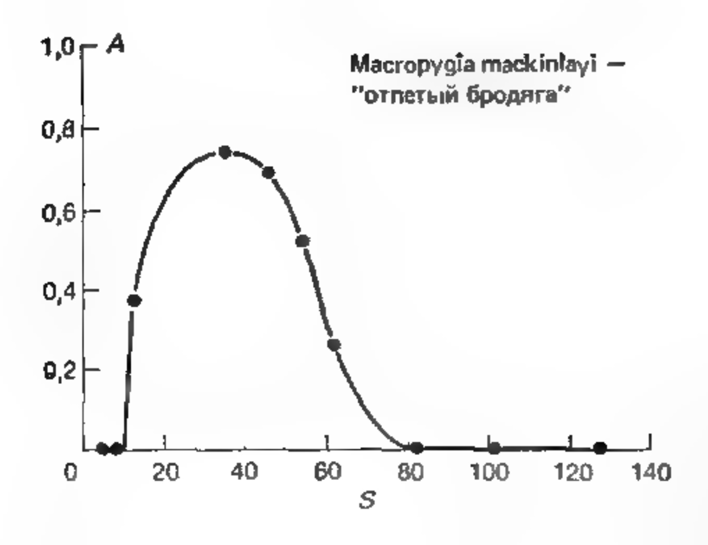
гл. 16), расселение жизненно необходимо: без него вероятность выживания будет низкой. В своих родных местах потомство особей всех «сукцессионных» видов обречено на гибель. Сукцессии завершаются формированием относительно устойчивых, так называемых «климаксных» сообществ. Их слагают популяции вполне определенных видов. Так вот в отдаленной перспективе на вымирание обречены даже они — если, конечно, не переберутся на новое место. Вслед за наступающим либо отступающим ледниковым щитом перемещаются леса (см. гл. 1), а при наступлении или по окончании засушливых периодов — тропические джунгли. Перемещения эти никак не укладываются в те временные рамки, что принято связывать с расселением организмов; они, однако, доказывают, что рано или поздно в жизни всех наземных животных наступает такое время, когда родной дом становится местом небезопасным.

5.4.2. Доводы в пользу того, что известной способностью к расселению должны обладать все организмы

Расселение как ЭСС.

Само по себе расселение зачастую сопряжено с риском. Организму всегда приходится выбирать одно из двух: либо дальнейшее пребывание в уже освоенном местообитании, либо рискованную попытку освоения нового (при этом, разумеется, уже захваченные ресурсы будут поставлены на карту). Вот что писал по этому поводу Гэдгил (Gadgil, 1971): «Широко обобщая, можно сказать, что основным фактором, способствующим эволюционному становлению способности и склонности организмов к расселению, является скорее всего возможность освоения ими мест более благоприятных, чем те, которые они в данное время населяют... Коль скоро вероятность достижения лучшего местообитания перекрывает риск гибели во время переселения и вероятность попадания в худшее место, то организмы неизбежно будут расселяться».

То или иное давление естественного отбора, направленного на формирование склонности к расселению, испытывали, надо полагать, по ходу своей эволюции все организмы, даже те, что пребывали в условиях, совершенно неизменных. К такому заключению приводит один совсем простой довод (Hamilton, May, 1977). Вообразим популяцию, большинство особей которой обладает «домоседским», не располагающим к расселению генотипом О. Вообразим также, что в той же популяции встречается редкий мутантный генотип X. Часть потомства обладателей этого генотипа остается на прежнем месте, а часть оказывается обреченной на расселение. Там, где живут «непоседы» с генотипом X, на смену им наверняка придут особи с тем же геноти-



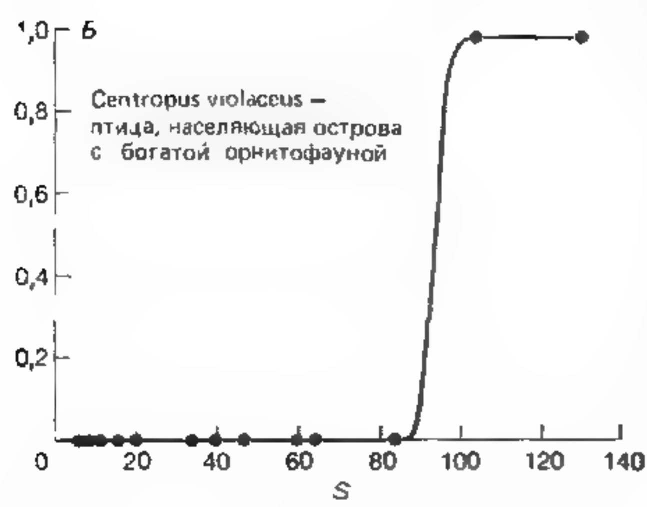


Рис. 5.6. Встречаемость голубя *Macropygia mackinlayi* («отпетого бродяги») и кукушки *Centropus violaceus* на островах архипелага Бисмарка. *S* — число видов птиц на острове, а *J* — доля островов, на которых встречается голубь (*А*) или кукушка (*Б*). Голубь обычно встречается на островах со сравнительно бедной орнитофауной, а в сообществах многокомпонентных (включающих популяции множества видов птиц) он, как правило, уже не удерживается. Кукушка же, напротив, встречается только на тех островах, орнитофауна которых уже очень богата. (По Diamond, May, 1976.)

пом. Дело в том, что особи второго типа (с генотипом О) не предпринимают попыток их вытеснить. Существует при этом и некоторая — пусть даже небольшая — вероятность того, что «непоседам» типа X удастся вытеснить кого-то из «домоседов». По этим причинам частота «расселительного» генотипа X в популяции будет возрастать. Если же, напротив, большинство особей популяции обладает генотипом X, а особи типа О — редкие мутанты, то и в этом случае преимущество окажется на стороне особей типа X: особь типа О ни в коем случае не вытеснит ни одной из особей типа X, тогда как ей самой придется состязаться с несколькими или многими пришельцами. Расселение называют поэтому «эволюционно-стабильной стратегией» (ЭСС) (Maynard Smith, 1972; Parker, 1984). Эволюция популяции «домоседов» непременно идет в направлении освоения всеми ее особями расселительной стратегии; популяция «непосед» не обнаруживает ни малейшей склонности к эволюции в направлении утраты этой стратегии.

Если не считать крайних неправдоподобных ситуаций, то модели Гамильтона и Мэя оказались не в состоянии точно предсказать, какая именно часть потомства данного родителя должна покинуть родные места. Это обычно зависит, помимо всего прочего, от закономерностей возникновения подходящих для за-

селения участков (как в родных местах, так и за их пределами), а также от соотношения вероятностей успешного освоения таких участков переселенцами и коренными обитателями. Как бы то ни было, существенно то, что известных проявлений расселительной активности следует ожидать даже со стороны организмов, обитающих в однообразной и предсказуемой среде.

5.4.3. Демографическое значение расселения

Когда расселение изучают, то обычно обнаруживают, что оно играет важную роль в динамике численности.

Положение, сформулированное на с. 176 и названное «непреложным экологическим фактом», подчеркивало, что в принципе расселение может оказывать на динамику численности популяции очень мощное воздействие. На деле, однако, во многих исследовательских работах расселению не уделялось особого внимания. Часто приводимое оправдание состоит в том, что скорость выселения организмов якобы примерно равна скорости их вселения, и потому эти два процесса друг друга уравновешивают. Сдается, впрочем, что подлинная причина в том, что количественное изучение расселения обычно оказывается чрезвычайно затруднительным. Работы, в которых расселение *изучалось по-настоящему тщательно,* как правило, в той или иной мере подтверждали те догадки, на которые наводит «непреложный экологический факт». В результате длительного, трудоемкого, углубленного изучения популяции большой синицы в Уитем-Вуд (Оксфорд, Англия) (Greenwood et al., 1978; см. с. 269) было установлено, что 57% гнездовавших там птиц были не коренными жителями (т. е. там же, в той же популяции родившимися), а пришельцами. Сама синица характеризовалась авторами работы как птица «с низкой расселительной активностью».

Обзор, посвященный расселению мышей и полевок (Gaines, McClenaghan, 1980), содержит ряд примеров разнообразной расселительной активности: в ряде случаев каждую неделю более половины особей изучавшихся популяций эмигрировало, а в ряде случаев более половины особей приходилось на вселившихся в течение предыдущей недели пришельцев. Примечательно следующее: когда с целью предотвращения расселения популяции полевок *Microtus pennsylvanicus* и *M. ochrogaster* огораживались, плотности их достигали необыкновенно высоких значений, а растительность выедалась в такой степени, какой в нормальных условиях не наблюдается (Krebs et al., 1969).

В 1949—1955 гг. в Канаде Гринбанк (Greenbank, 1957) изучал расселение взрослых особей еловой листовертки-почкоеда перед откладкой ими яиц. Полученные им оценки указывают на то, что результаты расселения бабочек весьма разнообразны:

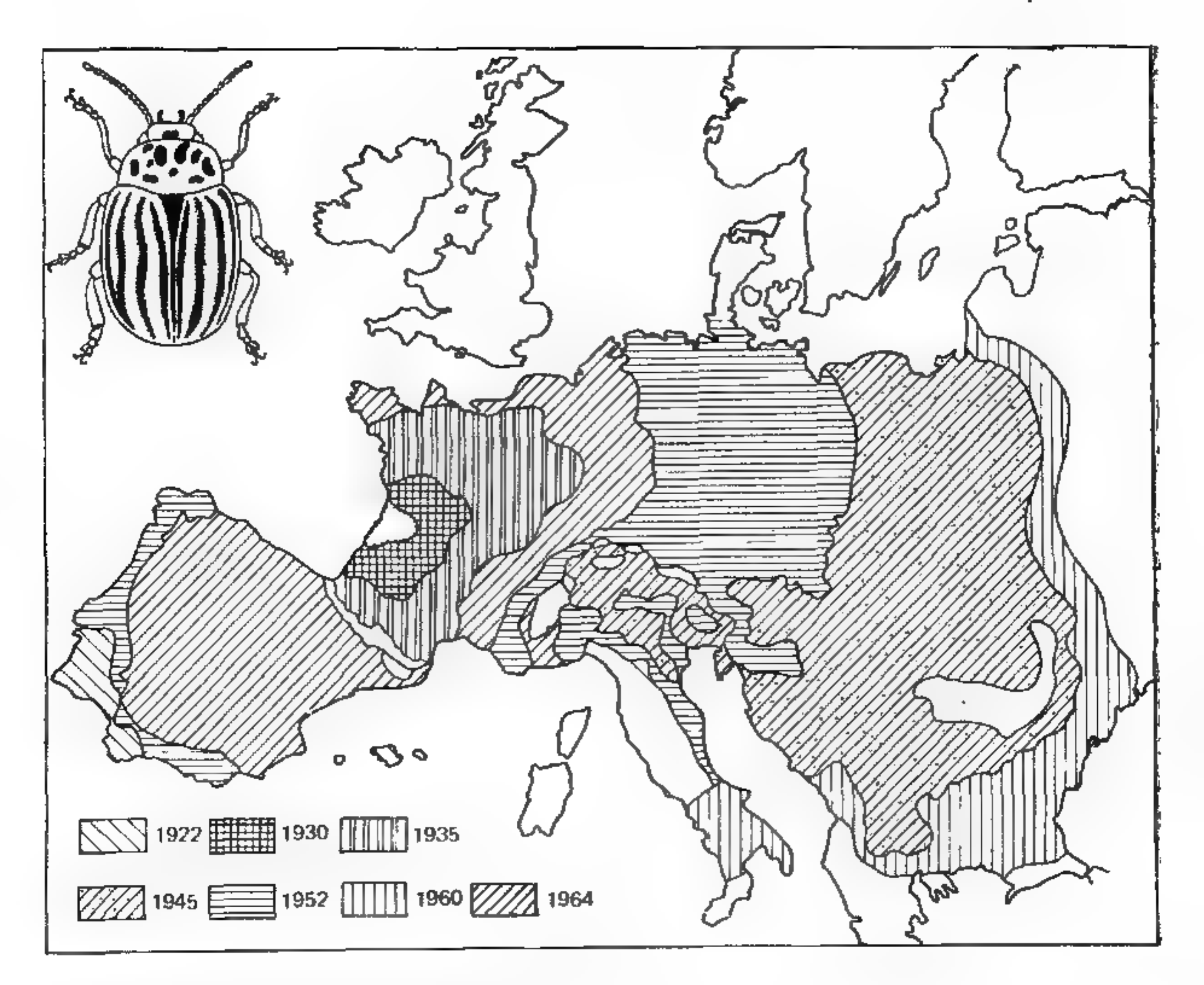


Рис 5.7. Расселение колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) по территории Европы. (По Johnson, 1967)

от падения численности более чем на 90% в результате эмиграции до возрастания ее на 1700% по причине иммиграции. В той же Канаде среднее значение коэффициента эмиграции вновь отродившихся взрослых особей в одной из популяций колорадского жука составило 97% (Harcourt, 1971). Оценку эту любопытно сопоставить с историей распространения колорадского жука в Европе в середине текущего столетия (рис. 5.7; Johnson, 1967). На расселение часто не обращают внимания, но оно, вне всякого сомнения, представляет собой демографический процесс первостепенного значения.

5.4.4. Пассивное расселение по суше и по воздуху: семенной дождь

Различия между активным и пассивным расселением не очень резки.

Биологические категории в большинстве своем как бы размыты. Пояснить это можно на примере различий между активным и пассивным расселением. У большинства подвижных жи-

вотных перемещение в какой-то степени контролируется поведением, тогда как направление и дальность переселения прикрепленных организмов целиком определяются внешними силами. И все-таки пассивному распространению ветрами подвержены не только растения. Молодые пауки вскарабкиваются на возвышенные места и выбрасывают там свои «осенние паутинки», которые подхватывает ветер, унося с ними и самих пауков. Пауки, летящие по воле ветра, властны над своим полетом ничуть не более, чем крылатки клена или «крылатые» семена сосны. Не следует также полагать, будто пассивно расселяются лишь те организмы, которые совершенно не способны управлять своим перемещением (Johnson, 1969). Крылья насекомых и птиц — это не только приспособления для активного направленного полета; те же крылья нередко способствуют еще и пассивному переносу этих животных воздушными потоками (табл. 5.2).

Впрочем, несмотря на нечеткость всех этих различий, можно считать, что направление и дальность пассивного перемещения определяются не какими бы то ни было локомоторными свойствами самого перемещающегося объекта, а перемещающей его силой (будь то ветер, течение или передвигающееся животное, несущее семена на волосяном покрове или в пищеварительном тракте). От высшего растения зависит не то, где его семена приземляются, а то, как они будут взаимодействовать с воздушными потоками и вихрями.

Семена, дождем осыпающиеся с родительского растения, по-видимому, никогда не рассеиваются равномерно. Бóльшая их часть падает на землю поблизости от родительского растения, а с удалением от него плотность их оседания снижается. Это относится к тем семенам, что разносятся ветром, а также к тем, что с силой выбрасываются из плодов (как у многих бобовых и у *Geranium*). Непосредственно под наземными частями родительского растения плотность падающих семян нередко оказывается низкой; на небольшом удалении она достигает в таких случаях максимума, а по мере дальнейшего удаления резко убывает. Разнообразные кривые рассеяния семян изображены на рис. 5.8. В тех случаях, когда семена разносятся ветром, убывание плотности семян по мере удаления от родительского растения зачастую неплохо описывается законом обратных квадратов; если же семена «выстреливаются» из каких-нибудь лопающихся капсул или если никакого особого механизма распространения семян не существует, то это убывание примерно соответствует закону обратных кубов. Изучая распространение инфекционных болезней, фитопатологи пришли к следующим выводам. Когда рассеяние возбудителя описывается законом обратных квадратов, заболевание распространяется обычно обособленными, удаленными один от другого очагами; когда же рассеяние возбу-

Таблица 5.2. Сравнение относительных оценок обилия представителей отдельных групп двукрылых насекомых на различных высотах над поверхностью земли (данные из Glick, 1939). (Выделенные курсивом цифры в столбце 3 соответствуют расчетным оценкам, полученным по значениям из столбца 2.)

Высота[1]), футы	20	(20)	200	1000	2000	3000	5000	Средний улов на высотах 1000—5000 футов	Средний улов на высотах 1000—5000 футов в % к улову на высоте 200 футов
Полетное время, ч	12	(171)	171	168	163	168	160		
Всего насекомых	1860	*26512*	13396	4749	2357	1364	612	2270	17
Всего двукрылых	773	*11018*	5175	1979	1024	586	279	967	19
Chloropidae	241	*3435*	1010	459	212	104	74	212	21
Sarcophagidae	4	*57*	17	4	1	2	2		
Muscidae	1	*14*	6	1	2	0	0		
Calliphoridae	0	—	3	0	0	1	1		
Итого:	5	*71*	26	5	3	3	3	3,5	13

[1]) 1 фут равен ~30,5 см.

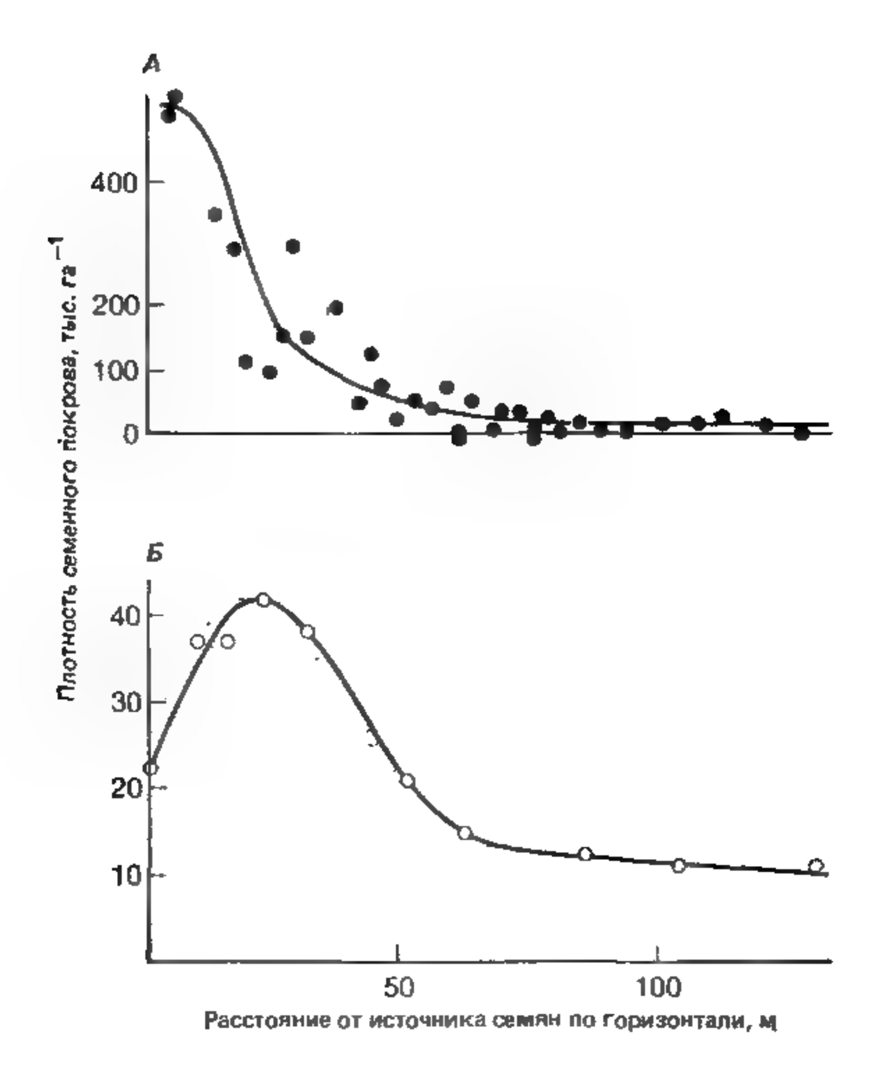
дителя заболевания следует закону обратных кубов, оно, как правило, наступает отчетливо обозначенным горизонтом или фронтом. Такие же обобщения приложимы, по-видимому, и к распространению семян (Harper, 1977).

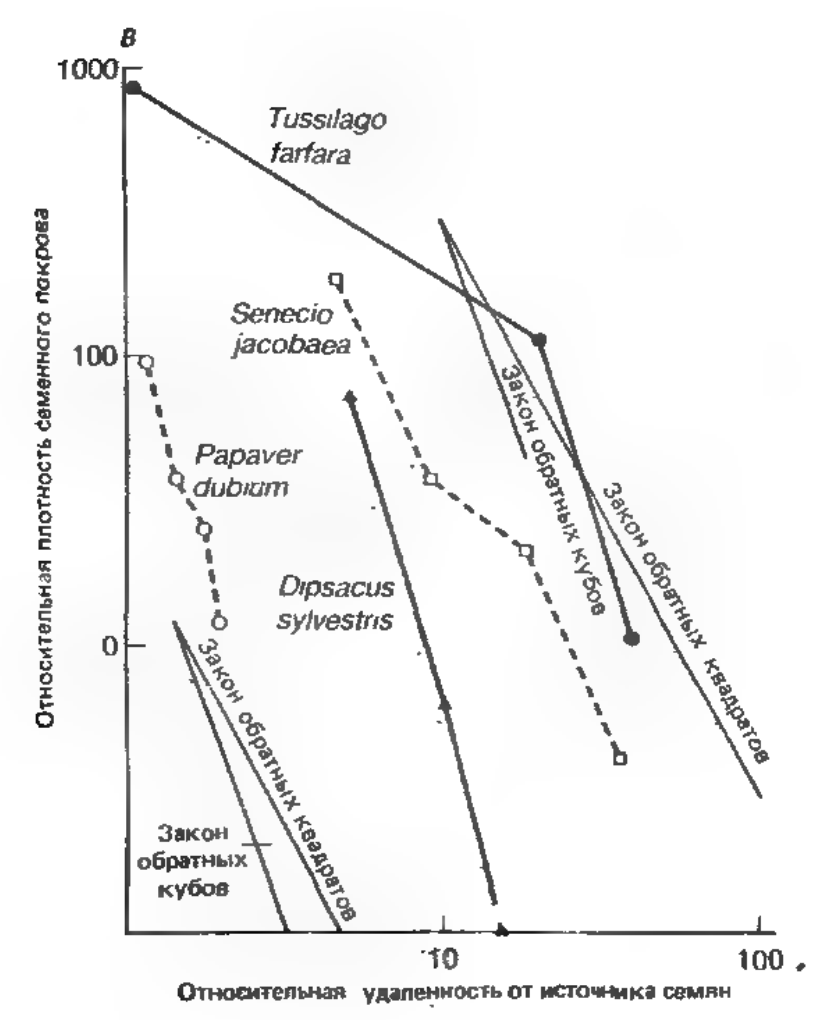
Семена, падающие обыкновенно неподалеку от родительского растения, образуют плотные скопления. Одним из последствий этого обстоятельства является то, что проростки скорее всего будут в большинстве своем развиваться по соседству со своим родителем или с ближайшими родственниками. Сказанное — всего лишь один из примеров того, как закономерности расселения предопределяют характер «столкновения» популяции с силами естественного отбора.

5.4.5. Издержки расселения и факторы, ограничивающие его возможности

Во что расселение потомства обходится родителю. — Расселяемость и «помещение капитала».

Приспособление к расселению обязательно предполагает расходование тканей и(или) каких-либо ресурсов, которые могли бы быть использованы в иных проявлениях жизнедеятельности. Крылышки и хохолки, на которых держатся в воздухе семена, разносимые ветром, сочные оболочки семян, разносимых птицами (см. рис. 1.10), и крючки или колючки на семенах, разносимых на своих наружных покровах млекопитающими — все это не части переселяющихся зародышей, а части тканей родительских растений. Следовательно, обладание такими приспособлениями может понизить жизнеспособность и ограничить возможности роста самого родителя, поскольку часть ресурсов растрачивается им на расселение потомства. Кроме того, существует противоречие между расселяемостью и массой расселяемого организма. Понятно, что от массы в значительной мере зависит расстояние, на которое переносится семя или молоденький паучок. Но масса семени примерно соответствует величине того «капитала» (запаса ресурсов), который оно с собой несет и который будет проживать во время прорастания и укоренения. Вот и выходит то же, что и с путешествующим человеком: легкость на подъем оказывается несовместимой с теми удобствами, которые предоставляет большой и разнообразный багаж. Есть и еще одно противоречие: между количеством (массой) ресурсов, уделяемых родителем отдельному потомку, и общей численностью производимого им потомства. Ресурсы, которые могут быть израсходованы на воспроизводство, у любого организма небезграничны, и распределить их можно либо между массивными, но немногочисленными, либо между многочисленными, но легковесными потомками (Harper et al., 1970).


А
Б
Плотность семенного покрова, тыс. га⁻¹
400
200
100
0
40
30
20
10
50
100
Расстояние от источника семян по горизонтали, м


В
1000
100
0
10
100
Относительная плотность семенного покрова
Относительная удаленность от источника семян
Tussilago farfara
Senecio jacobaea
Papaver dubium
Dipsacus sylvestris
Закон обратных кубов
Закон обратных квадратов
Закон обратных квадратов
Закон обратных кубов

Пути эволюционного разрешения такого рода противоречий гораздо глубже и подробнее обсуждаются в гл. 14. Здесь же стоит отметить, что различные виды разрешили эти противоречия различными способами. Например, семена тропических деревьев из рода *Mora* напоминают пушечные ядра. На землю они падают под сенью дерева (не далее чем под краем его листового полога), и расселение происходит так медленно, что современные ареалы этих видов можно, по-видимому, считать сложившимися еще тогда, когда эти виды возникли! Такие виды дают хорошие примеры потомства массивного, щедро обеспеченного, но взамен, по всей видимости, лишенного способности к расселению. А вот многие паразитические растения (см. гл. 12), напротив, порождают неисчислимые множества разносимых ветрами семян-пылинок; семена эти даже в самом начале своего развития получают едва ли не все необходимое им пропитание из организма растения-хозяина.

5.4.6. Пассивное расселение при посредстве активного носителя

Семена и птицы. — Жуки и клещи.

Дальнейшая судьба расселяемого потомства всегда неопределенна, но значительная часть этой неопределенности устраняется, если в расселении принимает участие какой-либо активный носитель. Семена многих травянистых растений, растущих в самых нижних ярусах леса, снабжены колючками или шипами; это повышает вероятность пассивного распространения семян млекопитающими животными, в шкурках которых они застревают. Потом семена нередко скапливаются в гнездах и в норах, где зверьки чистят шерсть (Sorensen, 1978). Семена многих растений (в особенности кустарников и деревьев, растущих в подлеске) заключены в сочные, мясистые оболочки и привлекают птиц. При этом покровы самих семян устойчивы по отношению к пищеварительным сокам. Через некоторое время такие семена выбрасываются птицей вместе с пометом. То, куда они попадут, зависит от того, где и как эта птица испражняется.

Рис. 5.8. Рассеяние семян *Eucalyptus regnans* с деревьев высотой около 75 м, растущих на опушке густого леса (*А*), и с одиноко растущего дерева (*Б*). *В*. Связь между относительной плотностью семенного покрова и относительной удаленностью от источника семян для ряда растений: 1) *Senecio jacobaea* — расстояние измеряется от края густых зарослей в направлении господствующего ветра; 2) *Tussilago farfara* — расстояние измеряется от края густых зарослей; 3) *Papaver dubium* — расстояние отсчитывается от отдельно растущего растения; 4) *Dipsacus sylvestris* — расстояние отсчитывается от отдельно растущих растений. (Из Harper 1977, по данным многих авторов.)

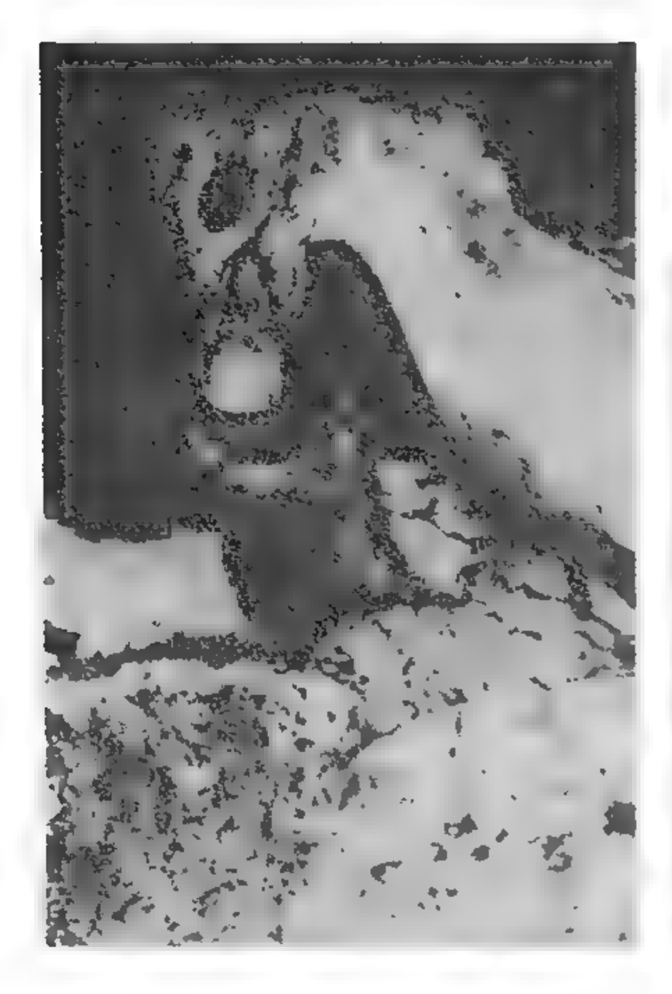




Фото 5. Австралийская птица *Dicaeum liоundinaceum*, кормящая птенцов ягодами омелы.

Фото 6. Желуди, запасенные в столбе изгороди дятлом *Melanerpes formicovorus*. (Фотография J. L. Harper.)

Взаимоотношения между определенными растениями и вполне определенными «птицами-распространителями» сложились, по-видимому, в результате совместной эволюции, и примеров подобных взаимоотношений существует множество. Но нет как будто бы ни одной такой птицы, которая кормилась бы исключительно плодами растений какого-либо одного определенного вида. Впрочем, нечто весьма близкое к такой узкой специализации наблюдается у одной австралийской птицы (фото 5), почти единственным кормом которой являются ягоды омелы. Птица часто испражняется и при этом всякий раз как бы отряхивается, мотая из стороны в сторону хвостом и соприкасаясь подхвостьем с веткой дерева. В результате семена омелы попадают в трещинки коры, где они прорастают, а проростки укореняются и приступают к паразитированию на хозяине. Заметим, однако, что истолковывать любую особенность пищевого поведения птицы так, будто она каким-то образом благоприятствует распространению семян и являет собой пример сопряженной эволюции, было бы рискованно. На фото 6 видны желу-

ди, припасенные дятлом *Melanerpes formicovorus* в отверстиях, выдолбленных им в столбе изгороди (в стволе одного-единственного дерева этот дятел может выдолбить до 50 тыс. таких дырок). Навряд ли в этой стороне образа жизни дятла найдется что-нибудь такое, чему можно было бы приписать какую-либо роль в повышении приспособленности дуба!

До сей поры все то, что касается распространения семян, в значительной мере принадлежит описательной естественной истории: этой проблеме посвящены классическая книга Ридли (Ridley, 1930) и прекрасная работа ван дер Пэйла (Pijl, van der, 1969).

Существуют и достойные внимания примеры того, как при посредстве активного носителя расселяются животные. Многие из этих примеров относятся к различным видам клещей. Клещи эти прикрепляются к жукам (навозникам или мертвоедам), и те очень быстро и без промежуточных посадок доставляют их от одной навозной лепешки к другой или от одного мертвого животного к другому. Клещи усаживаются обычно на молодого жука, только что вышедшего из куколки, а слезают с него тогда, когда он перебирается на новую навозную кучу или новую падаль. Часто взаимодействие между ними носит характер мутуализма (т. е. приносит пользу обоим партнерам — см. гл. 13): клещи заполучают переносчиков, а сами нередко поедают яйца мух, из коих, не будь они съедены, вышли бы личинки, которые составили бы конкуренцию жукам.

5.4.7. Пассивное расселение течением воды

Распространению расселительных структур по воде их вес препятствует уже в значительно меньшей мере. И все-таки в пресных водах пассивное распространение семян течением встречается на удивление редко: многие водные цветковые растения обсеменяются над водой. Для того чтобы расселиться из мест вылупления по подходящим микроместообитаниям, личинки водных беспозвоночных, живущих в реках, и впрямь используют перемещение водной толщи (такое расселение именуют «сносом», или «дрейфом»; (Townsend, 1980), однако расселение многих пресноводных насекомых вверх по течению и из одной реки в другие обеспечивается крылатыми взрослыми особями. Коль скоро речь идет о расселении по лужам, прудам и озерам, то перенос течением, очевидно, бесполезен. Многие пресноводные организмы ни на одной из стадий своего жизненного цикла к активному полету не способны. Распространяются они, как правило, в виде каких-либо жизнестойких образований, разносимых ветром (например, у губок — это геммулы, у жаброногих раков — цисты, у ветвистоусых раков — эфиппии, у гидры — яйца, а у тихоходок и коловраток — их высохшие тела).

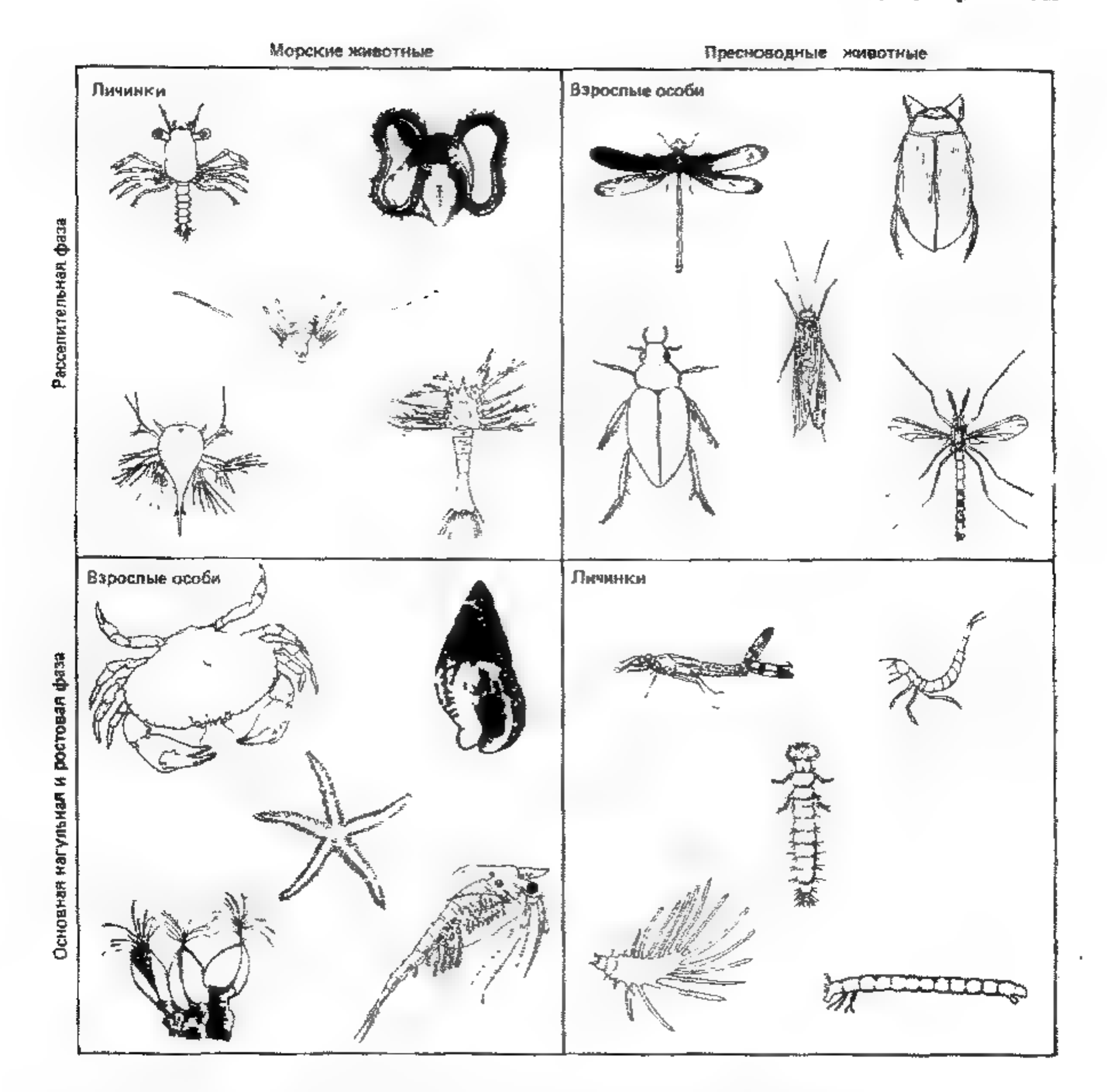


Рис. 5.9. Расселительные стадии морских и пресноводных животных

В морях и океанах дело обстоит совсем иначе. Морские местообитания обширны и сообщаются между собою; они более или менее доступны для пелагических личинок, поскольку последних быстро разносит постоянными и приливно-отливными течениями. У морских беспозвоночных расселительной стадией служит обыкновенно недолговечная пелагическая личинка, а сидячая взрослая особь обычно соответствует той фазе жизненного цикла, на которой в основном осуществляется питание и рост. Все это составляет полную противоположность пресноводным насекомым (рис. 5.9).

Рассматривая распространение семян, мы подчеркивали следующее противоречие: если производить семена крупные, хорошо обеспеченные запасными веществами, то их будет немного; если же производить семена многочисленные, то они будут мелкими и плохо обеспеченными ресурсами. Пелагические личинки

многих морских животных от этого противоречия ушли: пропитание для себя они добывают сами, а от унаследованных от родителей запасов желтка зависят лишь отчасти. Подобная жизненная стратегия именуется планктотрофной. Такие пелагические личинки активно плавают и еще в процессе расселения расходуют энергию и деятельно потребляют ресурсы; всем этим они очень мало напоминают пассивно распространяющиеся семена (Crisp, 1976). Активным процессом в подобных случаях является и оседание. То место, где они осядут, личинки в состоянии выбрать; тем самым они разительно отличаются от беспомощных семян, которые не выбирают места, где упасть.

5.5. Внутри- и межпопуляционные различия по способности и склонности к расселению

5.5.1. Генетическая составляющая

Различные линии Drosophila. Существуют ли генетические различия между «бродягами» и прочими особями?

Японский генетик Сакаи (Sakai, 1958) изучал расселение и миграцию плодовых мух *Drosophila melanogaster*. С этой целью он разводил плодовых мух в пробирках, а затем те пробирки, где популяции дрозофил уже существовали, соединял с пустыми пробирками. Через некоторое время он подсчитывал переселенцев — мух, залетевших в пустые пробирки. Линий было семь: одна — с длительной историей лабораторного разведения, а остальные шесть — «дикие», происходившие от особей, отловленных на небольших расположенных по соседству островах. Какой бы ни была плотность популяции в «родной» пробирке, неупорядоченное переселение (т. е. расселение) происходило с одной и той же относительной скоростью. Причиной расселения были беспорядочные перемещения отдельных мух. Дикие мухи обнаруживали большую склонность к расселению, чем те, что были давно введены в лабораторную культуру. Как бы то ни было, на фоне расселения происходили еще и массовые миграции мух (особенно заметные при высоких плотностях популяций). Существенно, однако же, то, что различные линии в этом отношении различались между собой. Мухи «лабораторной» линии не предпринимали массовых миграций до тех пор, пока их численность в первоначально заселенных пробирках не превосходила 150 особей, тогда как у мух «диких» линий критические значения численности, при которых начиналось переселение, были намного ниже: 40, 60 или 80 особей (в зависимости от линии; рис. 5.10). Следовательно, между линиями существовали генетические различия, а в результате длительного разве-

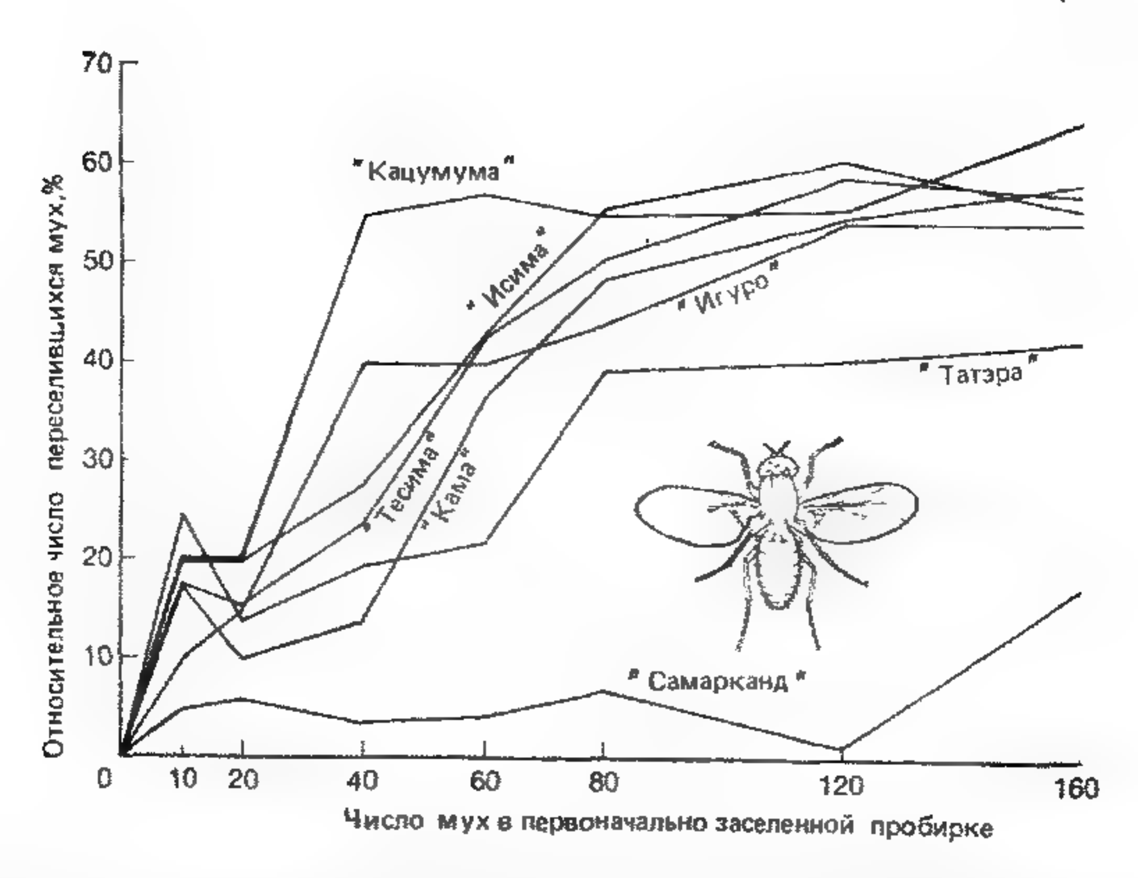


Рис. 5.10. Относительное число плодовых мух (*Drosophila melanogaster*), переселившихся из пробирок, где они были выращены, в новые, пустые пробирки (после того, как пробирки эти были соединены). Графики отражают зависимость числа переселяющихся мух от плотности популяций. Названия «диких» линий *Drosophila* соответствуют названиям островов у побережья Японии, откуда эти линии ведут свое происхождение. «Самарканд» — давно культивируемая лабораторная линия. (Из Sakai, 1958)

дения в лабораторных условиях склонность к расселению была утрачена.

Методы электрофоретического разделения изоферментов превратили выявление генетических различий (причем не только между линиями, но и между отдельными особями) в дело сравнительно несложное. Оказалось возможным сравнивать генотипы расселяющихся и не расселяющихся в естественных условиях особей. Подобное сравнение, выполненное в популяции полевок *Microtus pennsylvanicus* из южной Индианы, показало, что «бродяги» отличались от «домоседов» по меньшей мере по двум локусам, а один редкий гомозиготный генотип был обнаружен только среди «бродяг» (Myers, Krebs, 1971). В других работах, выполненных на полевках других видов, получены сходные результаты. Нет, разумеется, никаких оснований полагать, что именно эти генетические различия имеют какое-либо отношение к склонности к расселению как таковой. И все же многие данные, полученные на мелких млекопитающих (хотя и не все; см. Gaines, McClenaghan, 1980), упрямо указывают на то, что генотипы «бродяг» — это отнюдь не случайная выборка из совокупности генотипов популяции в целом.

Таблица 5.3. Число видов животных, у которых расселяются по преимуществу самцы, самки или и самцы, и самки. (По Greenwood, 1980.)

	Расселяются самцы	Расселяются самки	Расселяются и самцы, и самки (т. е. половых различий по расселяемости не существует)
Птицы	3	21	6
Млекопитающие	45	5	15

5.5.2. Половая составляющая

По склонности и способности к расселению самцы нередко отличаются от самок. У птиц, по-видимому, «бродягами» чаще всего бывают самки, а у млекопитающих — самцы (табл. 5.3; Greenwood, 1980). Такой характер межполовых различий в этих двух таксонах связан с целым рядом других закономерностей, а именно с тем, что у млекопитающих образование брачных пар основано обычно на конкуренции между самцами за самок, а не за участки; с тем, что млекопитающие, как правило, полигамны, тогда как птицы, как правило, моногамны; с тем, что в заботу о потомстве самцы млекопитающих привносят вклад гораздо меньший, чем самцы большинства птиц. Альтруизм, по-видимому, тоже более характерен для оседлого пола, т. е. у птиц — для самцов, а у млекопитающих — для самок.

Особенно резкие межполовые различия по способности к расселению наблюдаются у некоторых насекомых. Большей расселяемостью у них, как правило, обладают самцы. Так, например, самки зимней пяденицы вообще лишены крыльев, а самцы способны к активному полету. Из этого правила существуют и отдельные исключения, скажем цикадка *Circulifer tenellus*. Самки цикадки совершают дальние миграции, пересекая при этом горные цепи высотой до нескольких тысяч метров и расселяясь на большие расстояния. Поэтому в популяциях, оставляемых переселенцами на родине, возникает численный перевес в пользу самцов.

5.5.3. Полиморфизм по расселяемости как перестраховка

Полиморфизм семян. — Диморфизм у тлей.

Еще одна причина внутрипопуляционных различий по расселяемости — фенотипический полиморфизм потомства одного и того же родителя. Все местообитания, как и существующие в них условия, неоднородны, «пятнисты» и с течением времени изменяются, и поэтому участки, где потомство успешно обжи-

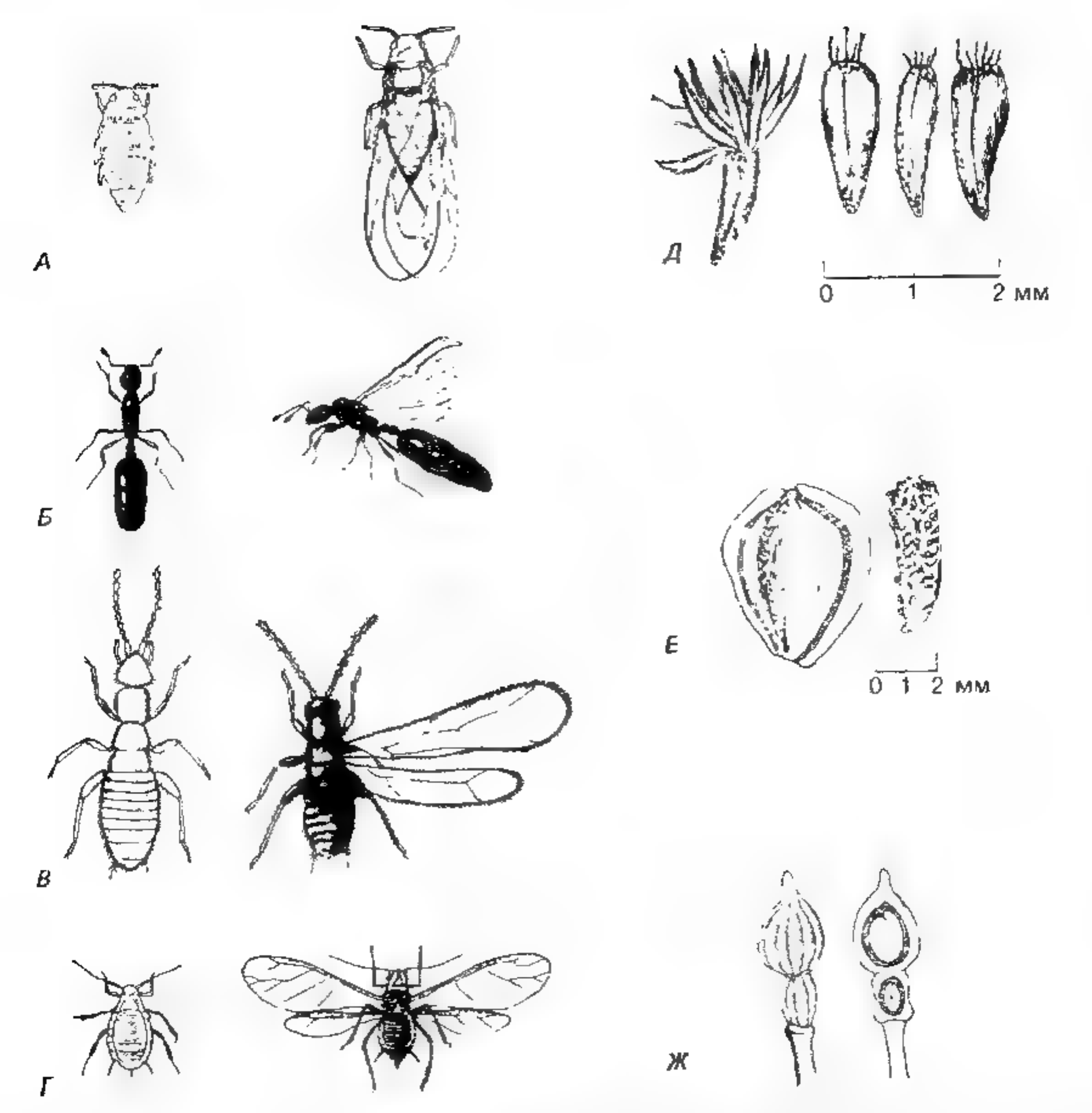


Рис. 5.11. Диморфизм животных и растений по расселяемости. Крылатые и бескрылые самки: *А* — виноградной филлоксеры (*Viteus vitifoliae*); *Б* — малого муравья (*Monomorium minimum*); *В* — зораптеры (*Zorotypus hubbardi*); *Г* — яблонной тли (*Aphis pomi*). Резкие различия семян и плодов по размерам и наличию приспособлений к расселению: *Д* — *Galinsoga parviflora* — плоды из центральной части (*слева*) и с краев (*справа*) головчатого соплодия; *Е* — *Dimorphotheca pluvialis* — также плод из центра и с края соплодия; *Ж* — *Rapistrum rugosum* — двухсеменной боб с семенами, сильно отличающимися своими размерами. (По данным целого ряда авторов.)

вается, иной раз оказываются под боком, а иной раз — где-нибудь вдалеке. Кроме того, расположение таких участков порой изменяется от года к году и от сезона к сезону. Следовательно, единой «оптимальной» стратегии расселения в таких случаях не существует, и наибольшей приспособленностью будут обладать те организмы, которые производят как расселяющееся, так и нерасселяющееся потомство (рис. 5.11).

Классическим примером такого организма служит однолетнее пустынное растение *Gymnarrhena micrantha*. Оно приносит

очень немногочисленные (от одного до трех) крупные семена (в плодах-семянках), которые остаются в цветках, находящихся под поверхностью почвы и так и не раскрывающихся. Семена эти прорастают на том же самом месте, где росло родительское растение; случается даже, что корневая система проростка врастает в оставленный погибшим родительским растением корневой ход. Но те же растения приносят еще и семена надземные — мелкие, снабженные перистыми хохолками; такие семена разносит ветер. В самые засушливые годы появляются только подземные «оседлые» семена, но в годы более или менее влажные растения буйно разрастаются и производят множество наудачу распыляемых надземных семян (Koller, Roth, 1964).

Среди цветковых растений — особенно в семействах злаковых, сложноцветных, маревых и крестоцветных (все эти семейства возникли сравнительно недавно) — примеров такого диморфизма семян существует очень много. Во всех этих случаях различия между разнотипными семенами предопределяются не генетическими различиями между ними, а родительским растением. И из расселяющихся, и из «оседлых» семян вырастают, как и положено, растения, приносящие семена обоих типов.

При наличии полиморфизма семян «оседлые» семена возникают обычно в подземных или нераскрывающихся цветках. Те же семена, что разбрасываются, чаще всего представляют собой потомство от перекрестного опыления. Таким образом сопрягаются два свойства: расселяемость и генотипическая изменчивость. Способность и склонность к расселению сочетаются с обладанием новыми, рекомбинантными («экспериментальными») генотипами. Семена же «оседлые» (т. е. остающиеся на месте) своим происхождением бывают в большинстве случаев обязаны самоопылению.

Диморфизм типа «бродяги — домоседы» весьма характерен также и для тлей (у этих насекомых имеется как крылатое, так и бескрылое потомство). Крылатая и бескрылая формы генетически тождественны, потому что диморфизм возникает на той фазе популяционного цикла, когда имеет место партеногенетическое размножение. То, какое именно потомство произведет материнская особь — крылатое, бескрылое или и то и другое — зависит, по всей видимости, от плотности популяции и от качества достающейся самке пищи (Harrison, 1980). Все это очень напоминает то, что известно о *Gymnarrhena*.

В популяциях насекомых полиморфизм по расселяемости нередко выражается в делении на «короткокрылую» и «длиннокрылую» формы. Среди водомерок (*Gerris*) короткокрылые особи преобладают обычно на тех фазах популяционного цикла, когда происходит нарастание численности; длиннокрылые же во множестве появляются в самом конце репродуктивного се-

зона. Основную роль в формировании численного соотношения между короткокрылыми и длиннокрылыми особями играют, по-видимому, факторы окружающей среды. В качестве таковых рассматривались и температура, и фотопериод, и наличие (а также качество) корма, и последствия скученности (Harrison, 1980). Можно предположить, что все они воспринимаются насекомым как некие «экологические сигналы», содержащие определенную информацию о том, насколько благоприятны существующие условия и чего следует ожидать в будущем (скажем, если световой день недолог да к тому же укорачивается, то, стало быть, надвигается зима).

5.5.4. Социальная дифференциация в популяциях мелких млекопитающих

Социальное доминирование? — Генетический полиморфизм? — Расселение из популяций переуплотненных и недоуплотненных — «две разные разницы»? — Степень социальной интеграции?

Немало сил положено исследователями на изучение расселения мелких млекопитающих — в особенности мышей и полевок. Объясняется это в первую очередь тем, что расселение считается одним из основных факторов, определяющих их численность (гл. 15). Значительная часть проделанной работы посвящена выяснению того, чем же отличаются расселяющиеся (т. е. стремящиеся покинуть родные места) особи от членов той же популяции, которые остаются на прежнем месте (Gaines, McClenaghan, 1980). Были выдвинуты четыре гипотезы, и все они в различной степени подтверждаются результатами полевых и лабораторных исследований (Gaines, McClenaghan, 1980).

1) Гипотеза социального доминирования (Christian, 1970) предполагает, что по мере возрастания численности популяции все более и более усугубляется нехватка ресурсов, приводящая к повышению общего уровня агрессивности, а это в свою очередь вынуждает социально подчиненных особей расселяться по субоптимальным местообитаниям (таким образом, подчиненные особи расселяются, а господствующие — нет). Те немногочисленные исследования, которые посвящены вопросу о поведенческих различиях между «бродягами» и «домоседами», в большинстве своем действительно указывают на то, что «бродяги» — это особи подчиненные; впрочем, в популяциях полевок *Microtus pennsylvanicus* разбредавшиеся самцы оказывались агрессивнее оседлых. Имеющиеся данные указывают также на то, что «бродяги» по преимуществу молоды (а молодая особь — разновидность подчиненной). И все-таки складывается такое впечатление, что относительная скорость эмиграции наиболее

велика не тогда, когда плотность популяции максимальна, а тогда, когда эта плотность возрастает. Существует, соответственно еще одна, довольно сходная гипотеза расселения. Она предполагает, что с ростом плотности популяции все более и более вероятными становятся столкновения любой данной особи с другими особями, не состоящими с ней в близком родстве. Такие столкновения должны якобы провоцировать вспышки агрессии, тем самым подталкивая животных к бегству (Charnov, Finnerty, 1980). Обе гипотезы истолковывают различия между «бродягами» и «домоседами» как фенотипические.

2) Гипотеза, согласно которой в основе поведенческих различий лежит генетический полиморфизм (Krebs, 1978), предполагает, что животные в силу своих врожденных задатков бывают, как правило, *либо* агрессивны, *либо* способны давать многочисленное потомство. При низкой плотности популяции естественный отбор благоприятствует якобы особям последнего типа (т. е. особям, дающим многочисленное потомство), а при высокой — первого (т. е. обладателям «агрессивных» генотипов). Более плодовитые особи вынуждены в этом случае расселяться, тем самым способствуя снижению плотности. Эта гипотеза, так же как и предыдущая, предполагает, что подчиненные особи расселяются, а господствующие — нет; правда, на сей раз различия между ними считаются предопределенными генетически.

То обстоятельство, что разбредающиеся особи чаще всего бывают подчиненными, а также то, что между «бродягами» и «домоседами» иногда существуют генетические различия (с. 261), с гипотезой 2 согласуется — хотя, конечно, ни в коем случае ее не доказывают. То же самое можно сказать и о высоких значениях коэффициентов эмиграции из тех популяций, в которых происходит нарастание численности особей (возможно, при этом «агрессоры» вытесняют «производителей»). Кроме того, «бродяги», судя по всему, в большинстве случаев действительно приступают к размножению раньше «домоседов». Как бы то ни было, имеющиеся данные в целом отрывочны, а по-настоящему вразумительных сведений о генетической основе различий между «производителями» и «агрессорами» попросту нет.

3) Гипотеза о различной природе расселения из переуплотненных и «недоуплотненных» популяций (Lidicker, 1975) предполагает существование двух совершенно различных типов эмигрантов. *а*) Эмигранты первого типа — это те животные, которые покидают популяции переуплотненные («насыщенные» особями). Это «изгои и парии, недоросли, перестарки, всякого рода заморыши и доходяги — словом, все те, кто никак „не тянет"» (Lidicker, 1975). *б*) Эмигранты второго типа — это те животные, которые покидают популяции, плотность которых еще

не достигла предельных значений. Это особи более или менее благополучные, однако очень чувствительные к происходящему на начальных фазах нарастания численности увеличению плотности популяции. Нетрудно видеть, что излагаемая гипотеза включает элементы двух предыдущих и соответственно в какой-то степени подтверждается имеющимися данными. И все же убедительных данных, свидетельствующих о существовании двух различных типов эмигрантов, не существует.

4) Гипотеза социальной интеграции (Bekoff, 1977) предполагает, что к разбреданию склонны те животные, которые меньше других общались со своими братьями и сестрами, а потому не обросли личными связями; иначе говоря, «бродяги» в большинстве своем — это особи не подчиненные («угнетенные», «подавленные» и т. п.), а необщительные и «обществу» чуждые. Напрашивается прозрачная аналогия с обществом людей: в самом деле, от лихой «езды в незнаемое» человека порой удерживают именно семейные узы! Результаты полевых наблюдений за псовыми хищниками и за сурками отчасти также подтверждают эту гипотезу.

Подводя итог, можно сказать следующее. Ясно, что какие-то поведенческие и (или) социальные различия между «бродягами» и «домоседами» существуют в популяциях мелких млекопитающих обязательно. Но вот насколько часто различия такого рода имеют под собой генетическую основу — это совсем не ясно, как не ясно и то, действительно ли существуют хорошо различимые типы «бродяг» (такие, что «бродяги» одного типа покидают популяцию в одних обстоятельствах, а другого — в других). В принципе следует ожидать, что животные будут расселяться тогда, когда переселение сулит им больше, чем дальнейшее пребывание на прежнем месте. В таком положении, видимо, нередко оказываются те подчиненные особи, которые могут «рассчитывать» на какое-то будущее (например, молодые, но здоровые): в случае исхода они сумеют отыскать и освоить новые местообитания, а потому весьма вероятно, что из приумножающихся популяций они будут выселяться. Вместе с тем в переуплотненных популяциях «здоровяков» среди подчиненных особей едва ли будет много и, видимо, готовы бежать будут только те животные, которые настолько угнетены и подавлены, что на прежнем месте попросту обречены на гибель.

5.6. Расселение и неродственное скрещивание

Признаки инбредной депрессии у больших синиц. — Признаки существования оптимальной степени родства брачных партнеров у дельфиниума.

Если родители и их потомство остаются сосредоточенными в одном месте, то сплошь и рядом возникает возможность близ-

кородственного скрещивания (между братьями и сестрами и двоюродными братьями и сестрами, детьми и родителями, а также между другими ближайшими родственниками). Одним из последствий расселения, напротив, является то, что становится возможным смешение потомства от разных родителей и, следовательно, возникают условия, благоприятствующие неродственному скрещиванию. Но вот на самом ли деле и при каких обстоятельствах оно влечет за собой повышение приспособленности потомства — это уж вопрос другой!

Снижение жизнеспособности и плодовитости потомства от браков между близкими родственниками особенно характерно для тех популяций, где обычно имеет место неродственное скрещивание. Это обстоятельство прекрасно разъяснено Дарлингтоном (Darlington, 1960): он изучал генеалогии многих семей (в том числе семей Баха и Дарвина) и сравнивал при этом те ветви, в которых родственные браки были, с теми, в которых таких браков не было. Генеалогии известны и у некоторых других долго изучавшихся животных, в особенности у птиц (дело в том, что птенцов окольцованных родителей нетрудно и самих окольцевать еще в гнезде). Вот, например, некоторые результаты многолетнего изучения популяции большой синицы из Уитем-Вуд близ Оксфорда (Англия). В образовавшихся там в 1964—1975 гг. 885 гнездовых парах как самцы, так и самки были известны «в лицо». В образовании пар принимали участие птицы как «местные» (т. е. родившиеся в том же лесу), так и «пришлые» (т. е. родившиеся в другом месте). По этому признаку 885 пар распределились следующим образом: 194 из них были образованы местными партнерами, 239 — местными самцами и пришлыми самками, 158 — пришлыми самцами и местными самками, а 294 — пришлыми самцами и пришлыми самками. Никаких признаков того, что у родственных пар кладки были малочисленнее, чем у неродственных, не наблюдалось, однако они достоверно различались по величине гнездовой смертности птенцов (у родственных пар — 27,7%, у неродственных — существенно ниже, а именно 16,2%) (Greenwood et al., 1978).

На первом году жизни синицы разлетались (причем самки — дальше, чем самцы; рис. 5.12), но впоследствии, как правило, придерживались своих участков и лишь изредка разлетались дальше. Весьма примечательно, что многие из родственных пар были составлены птицами, удалившимися от мест своего рождения на расстояния, не превышавшие того, какого можно было бы ожидать, исходя из среднего значения. Стало быть, результаты этой работы указывают на то, что расселение влечет за собой значительное повышение частоты неродственного скрещивания и что потомство от такого скрещивания обладает повышенной приспособленностью.



Рис. 5.12. Расстояния, преодолеваемые при расселении большими синицами (*Parus major*), размножающимися вдали от родных гнезд (удаленность места рождения от места первого гнездования). (Из Greenwood et al., 1978.)

Если расселение затруднено, то близкие соседи — это скорее всего родственники, испытавшие к тому же в ряду поколений своих предков примерно одинаковые воздействия со стороны «местных» сил естественного отбора. Неродственное скрещивание сопряжено с опасностью расстройства особых, сугубо местных генных сочетаний, а близкородственное скрещивание должно, по-видимому, стабилизировать такие сочетания, возникшие в результате «местной селекции». В то же самое время оно приводит обыкновенно к «инбредной депрессии» (снижению жизнеспособности потомства) особенно в тех популяциях, где когда-то бывали и неродственные скрещивания. Следовательно, налицо две противодействующие силы, и можно предполагать, что самое крепкое потомство приносят те родительские пары, участники которых по своим наследственным задаткам «нельзя сказать чтобы слишком схожи, однако ж и не так, чтобы слишком далеки» друг от друга (Price, Waser, 1979; Bateson, 1978; 1980). Для проверки этой гипотезы ставились опыты с искусственным опылением цветков дельфиниума *Delphinium nelsoni* (Price, Waser, 1979). Пыльца переносилась в материнские цветки с цветков, удаленных на различные расстояния; оказалось, что от этих «брачных расстояний» зависело среднее число образовывавшихся в материнском цветке семян. При брачном расстоянии в 10 м оно обнаруживало отчетливо выраженный максимум: в результате самоопыления и скрещивания ближних соседей, как и в результате скрещивания соседей дальних (удаленных друг от друга на 100 и 1000 м), семян получалось меньше (рис. 5.13).

Итак, результаты обеих работ — как той, что выполнена на большой синице, так и той, что выполнена на дельфиниуме — указывают на возможные пути воздействия естественного отбора на дальность расселения организмов. Мы опять, однако, стал-

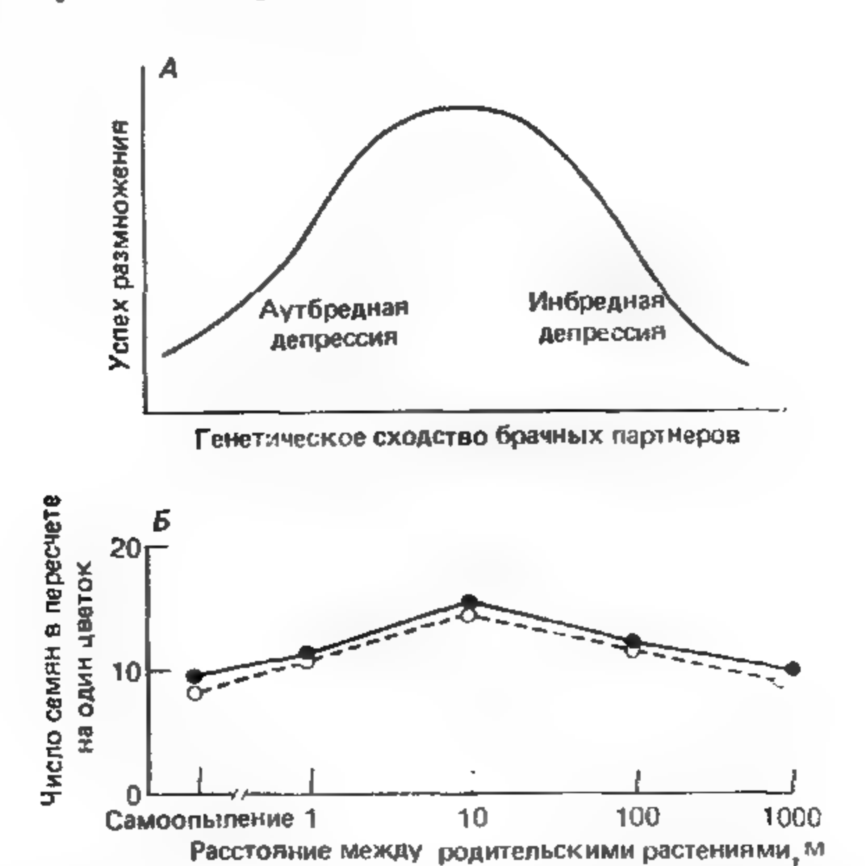


Рис. 5.13. *А*. Обобщенная диаграмма, поясняющая зависимость успешности скрещивания (числа потомков и их жизнеспособности) от степени генетического сходства между брачными партнерами. *Б*. Результаты скрещивания дельфиниумов (*Delphinium nelsoni*) путем целенаправленного ручного искусственного опыления. Они зависят от расстояния, разделявшего на местности родительские растения. (Из Price, Waser, 1979). Черными и белыми кружками обозначены результаты двух различных опытов.

киваемся с проблемой «курицы и яйца»: в самом деле, что чему предшествует? Верно ли, что наблюдаемая в природных условиях степень инбредной и аутбредной депрессии отражает преобладавшие в прошлом закономерности расселения? Или, быть может, наблюдаемые ныне закономерности расселения сами отражают селективные последствия различных степеней родства при скрещивании? Что сделал естественный отбор: подогнал дальность расселения под «оптимальную» степень родства брачных партнеров или же степень эту довел до уровня, соответствующего характеру расселения?

Гаметы и споры нередко перемещаются дальше, чем особи, которые их произвели. Это означает, что отдельные гены и целые сочетания генов высших растений и некоторых водных животных в состоянии «вселиться» в такие популяции, куда взрослые особи никогда бы и не попали. Такое вселение, возможно, не обходится без последствий. Одно из них — это нарушение тонкой, сугубо местной специализации популяций в результате «генетического загрязнения» извне. Но есть, впрочем, и еще одно, а именно: у тех же самых локальных популяций может появиться возможность позаимствовать такие генетические вари-

анты, какими сами они до «загрязнения» не располагали. Величайшее разнообразие специализированных механизмов, обеспечивающих распространение пыльцы, в какой-то мере отражает то значение, которое такое расселение имело в эволюции жизненных циклов высших растений. Целесообразно рассматривать подобного рода расселение особо, именуя его *гаплоидным*. Обзор явлений гаплоидного расселения у растений приведен в работе Левина и Керстера (Levin, Kerster, 1974).

5.7. Покой и спячка: расселение во времени

Спячка упреждающая и спячка ответная.

Расселяя свое потомство, организмы повышают свою приспособленность постольку, поскольку вероятность оставления потомства расселившимися особями бывает выше, чем в том случае, если бы они остались на прежнем месте. Повышение приспособленности наблюдается также и при задержке «выхода на сцену», если такая задержка повышает вероятность оставления потомства. Такое нередко бывает тогда, когда существующие условия не благоприятствуют выживанию, росту или размножению и когда в будущем можно ожидать наступления лучших условий. Следовательно, отсрочку вступления индивидуума в состав активной части популяции можно считать как бы *расселением во времени.*

Во время этой отсрочки организмы пребывают обычно в состоянии *покоя* (спячки). Пребывание в этом сравнительно бездеятельном состоянии дает определенное преимущество, а именно: оно позволяет сберегать энергию, которую впоследствии, по окончании периода покоя, можно использовать. Кроме того, в своей покоящейся фазе организм часто обладает повышенной устойчивостью к воздействиям господствующих во время отсрочки неблагоприятных внешних условий (т. е. засухи, очень высокой или очень низкой температуры, темноты и проч.).

Спячка (покой) бывает либо *упреждающей,* либо *ответной* (Müller, 1970). Наступление упреждающей спячки опережает наступление неблагоприятных условий; она наиболее характерна для тех организмов, которые обитают в условиях, подверженных сезонным, «предсказуемым» изменениям. У животных ее обыкновенно именуют «диапаузой», а у растений часто называют «врожденным покоем» (Harper, 1977) или «первичным покоем». Покой же ответный (или «вторичный»), напротив, наступает вслед за наступлением самих неблагоприятных условий — в ответ на них. Как мы увидим ниже, он бывает либо «вынужденным», либо «индуцированным» («наведенным») (Harper, 1977). Заметим, однако, что все эти разграничения не очень-то четки.

5.7.1. Диапауза: упреждающая спячка у животных

Облигатная диапауза. — Факультативная диапауза и значение фотопериода.

Наиболее обстоятельно и всесторонне изучена диапауза у насекомых; она известна у самых разнообразных представителей этого класса и отмечается на всех стадиях развития. Весьма типичен пример обыкновенной кобылки (*Chorthippus brunneus*) (с. 193). В жизненном цикле этого однолетнего насекомого присутствует *облигатная* диапауза, приходящаяся на стадию яйца. Во время этой диапаузы развитие яйца приостанавливается; в таком состоянии оно устойчиво к зимним холодам, от которых немедленно погибли бы и нимфы, и взрослые особи. Оказывается, для того чтобы развитие яиц кобылки могло возобновиться, им необходимо довольно длительное пребывание на холоде (при 0° — около 5 недель, а при температуре чуть более высокой — несколько дольше; Richards, Waloff, 1954). Эта особенность предохраняет покоящиеся яйца от реагирования на непродолжительную, капризную зимнюю оттепель, за которой могут последовать обычные в это время года холода (для развивающегося зародыша небезопасные). Эта же особенность обеспечивает еще и высокую степень синхронизации последующего развития всех особей популяции. Кобылки «переселяются во времени» — из позднего лета в следующую весну.

Диапауза весьма обычна и у тех насекомых, которые в течение одного года дают более одного поколения. Так, например, в Англии у плодовой мухи *Drosophila obscura* за год минуют четыре поколения, но при прохождении одного (и только одного!) из них мухи впадают в диапаузу (Begon, 1976). Существенные особенности этой *факультативной* диапаузы те же, что и у облигатной: она снижает гибель организмов в ежегодно ожидаемое тяжелое зимнее время, так как диапаузирующая взрослая особь (у плодовой мухи диапауза приходится именно на эту фазу жизненного цикла) обладает повышенной *выносливостью* (развитие гонад у нее приостановлено, а в брюшной части запасено изрядное количество жира). В этом случае, однако, синхронизация развития осуществляется не только во время диапаузы, но еще и перед ее наступлением. Выйдя из куколок, взрослые особи очередного поколения начинают реагировать на происходящее с приближением осени укорочение светового дня: они запасают жир, а затем впадают в диапаузу. Весной в ответ на увеличение долготы дня их развитие возобновляется. Вот так — используя, подобно многим другим животным, в качестве сезонного «указателя» направления развития всецело предсказуемый *фотопериод* — и впадает в состояние упреждающей диапаузы *D. obscura*; правда, впадают в это состояние лишь те поколения, коим суровых условий никак не избежать.

5.7.2. Покоящиеся семена растений

Врожденный покой. — Вынужденный покой. — Индуцированный (наведенный) покой. — Покой семян и спектральный состав пробивающегося под листовой полог света. — Покой семян как компромисс. — Покой семян у различных растений.

Покой семян — явление, чрезвычайно широко распространенное среди цветковых растений. Будучи еще прикрепленным к родительскому растению и едва начав свое развитие, зародыш его прекращает и вступает в фазу приостановленной жизнедеятельности. При этом он обычно теряет значительную часть влаги и погружается в покой в иссушенном состоянии. У некоторых высших растений, например у отдельных мангров, периода покоя не бывает; это, однако, редчайшее исключение: почти у всех растений семена, осыпаясь с родительского растения, пребывают в состоянии покоя, а для того чтобы они возвратились в состояние активной жизнедеятельности (т. е. проросли), необходимо воздействие особых стимулов.

Можно считать, что процессы, приводящие к прекращению покоя семян, распадаются на три основных типа.

а) В случае врожденного покоя для возобновления процессов роста и развития зародыша необходимо, чтобы сам зародыш или окружающие его материнские ткани испытали воздействие какого-то особого внешнего стимула. Таким стимулом может оказаться влага, свет, определенный фотопериод или подходящее соотношение интенсивностей радиации в ближней красной и дальней красной частях спектра. Указанные условия прерывания покоя способствуют совпадению прорастания с наступлением определенной фазы годового цикла. Проростки растений, семена которых переживают врожденный покой, обычно появляются почти одновременно — неожиданно и дружно.

б) В случае вынужденного покоя, т. е. состояния, «навязанного» внешними условиями, семя может удерживаться в покоящемся состоянии отсутствием чего-либо необходимого для нормального роста (воды, подходящей температуры, притока кислорода) или же наличием каких-либо ингибирующих факторов (например, повышенной концентрации двуокиси углерода). Не исключено, конечно, что со временем семя и погибнет, но во многих группах высших растений покоящиеся семена могут сохранять всхожесть очень долго. Извлеченные при археологических раскопках семена *Chenopodium album*, пролежавшие в земле 1700 лет, как оказалось, всхожести не утратили (Ødum, 1965). Прорастить семена, пребывающие в вынужденном покое, очень просто: достаточно лишь снабдить их ранее отсутствовавшим ресурсом или поместить в дотоле не существовавшие необходимые для прорастания условия. Вынужденный покой многих из тех семян, что разложены по пакетикам в семенной лавке,

обусловлен исключительно отсутствием воды: стоит только их увлажнить, и они немедленно прорастают. В природе вынужденный покой может быть прерван выпавшим после засухи дождем или благоприятными изменениями условий аэрации приповерхностного слоя почвы (скажем, в результате жизнедеятельности дождевых червей или других роющих животных). Если семена впадают в вынужденный покой, то потомство одного и того же растения может «расселиться во времени» на годы, десятилетия и даже на века.

в) В случае индуцированного покоя (т. е. состояния, вызванного достаточно продолжительным пребыванием в вынужденном покое) список условий, необходимых для прорастания семени, надо расширить. Упав с родительского растения, семена многих полевых и садовых сорняков прорастают без всякого светового стимула; но тем же семенам, полежавшим в состоянии вынужденного покоя, для прорастания необходимо побыть на свету. Долгое время оставалось загадкой, почему из проб почвы, перенесенных с поля в лабораторию, немедленно вылезает великое множество проростков, тогда как в поле семена, лежавшие в тех же кусках почвы, не прорастали. Но вот Уэссона и Уэаринга (Wesson, Wareing, 1967) осенила простая и гениальная догадка. Образцы почвы с поля они отбирали ночью и переносили их в лабораторию в темноте. Проростки во множестве вылезали из этих кусков почвы лишь после того, как их некоторое время выдерживали на свету. В ночное же время исследователи отрывали в поле ямы и укрывали одни из них шифером (чтобы в них не попадал свет), а другие — стеклом. Всходы появлялись только в тех ямах, что были укрыты стеклом. Такого рода наведенный покой приводит к накоплению в почве огромного числа семян. Они дают всходы только тогда, когда их выносят на поверхность дождевые черви, когда вывороченное с корнем дерево обнажает подповерхностные слои почвы или когда почву разрыхляют норные животные, например кроты или суслики.

Иногда семена погружаются в покой под действием света со сравнительно высоким значением отношения интенсивности дальней красной (около 730 нм) составляющей к интенсивности ближней красной (около 660 нм) составляющей. Именно так бывает изменен спектральный состав света, проникшего сквозь толщу листового полога. Освещая таким светом чувствительные к красной части спектра семена, можно вызвать у них наступление покоя. В природе это должно приводить к тому, что, лежа на поверхности почвы под листовым пологом, «чувствительные» семена пребывают в состоянии покоя и не выходят из него до тех пор, пока затеняющие их растения не отомрут; вот тогда-то эти семена «оживают» и дают всходы. Это же самое свойство может способствовать «расселению» семян во време-

ни: оно обеспечивает прорастание каждого отдельного семени именно тогда, когда вероятность того, что проросток не будет затенен соседствующей растительностью, достаточно высока.

Раннее прорастание, если проростки не погибают, дает определенные преимущества по сравнению с поздним: предстоящий вегетационный период при раннем прорастании обычно бывает продолжительнее, а развивающиеся из проростков растения обладают большей плодовитостью. Всякая задержка в прохождении организмом своего жизненного цикла сопряжена со снижением его потенциальной плодовитости и, следовательно, приспособленности. Вместе с тем отсрочка прорастания может означать еще и то, что растениям удастся избежать смертельного риска, порождаемого неблагоприятными факторами внешней среды. Нетрудно видеть, что «расселение во времени» предполагает некий компромисс — между риском гибели (при прорастании слишком раннем) и проигрышем в плодовитости (при прорастании слишком позднем).

Успешность «расселения во времени» зависит не только от способности семян пробыть некоторое время в покое, но еще и от их способности пробыть в этом состоянии очень долго (т. е. от их долговечности). Долговечность эта, по-видимому, определяется генетически — недаром большинством растений, давно введенных в культуру, она утрачена (как утрачен ими в значительной мере и врожденный покой семян). Растения, семена которых, лежа в почве, подолгу сохраняют всхожесть, в большинстве своем однолетники и двухлетники да к тому же, как правило, еще и злостные сорняки (где здесь причина, а где следствие?). Приспособлений к расселению на большие расстояния семена таких растений обыкновенно лишены: надо полагать, «расселение во времени» и расселение в пространстве — две вещи не очень-то совместные. Лежащие в почве семена деревьев обычно погибают очень скоро; многие из них даже в искусственных условиях чрезвычайно трудно сохранять долее года. Особенно недолговечны семена многих тропических деревьев: они утрачивают всхожесть через какие-то недели, а то и дни. Среди деревьев можно отыскать и примеры поразительной долговечности семян. Дольше всех сохраняют всхожесть те семена, что остаются на дереве в шишках или коробочках до тех пор, пока их не «освобождает» лесной пожар; так бывает у многих эвкалиптов (*Eucalyptus*) и у некоторых сосен (*Pinus*). Эта особенность («серотиния») предохраняет семена от опасностей, которые угрожали бы им на поверхности почвы, вплоть до очередного пожара; пожар же создает условия, благоприятствующие скорейшему прорастанию семян и укоренению проростков.

5.7.3. Покой растений в вегетативных фазах

Покоящимися у растений бывают не только семена. Так, например, по мере роста корневищ (по преимуществу линейных) песчаной осоки (*Carex arenaria*) на них обычно накапливается все больше и больше спящих почек. Эти почки порой надолго переживают породившие их побеги: пребывая в покое, они тем не менее могут длительное время сохранять жизнеспособность уже после того, как несущее их корневище отсыхает. Известны случаи, когда плотность скоплений спящих почек песчаной осоки достигала 400—500 почек на 1 м² (Noble et al., 1979). Роль скоплений спящих почек аналогична той, какую у других растений играют скопления покоящихся семян («семенные банки»). Есть и другие примеры в том же духе. У растущего по лугам на территории СССР бутеня Прескотта (*Chaerophyllum prescottii*) «семенного банка» обнаружить не удается, однако растение это в состоянии дольше десяти лет сохраняться в виде покоящегося подземного клубня. Когда луга запахиваются или когда травостой почему-либо погибает, сотни дотоле покоившихся клубней бутеня тем самым побуждаются к возобновлению вегетации (Rabotnov, 1964).

На с. 218 была описана еще одна форма покоя у растений: мы говорили об имеющихся во многих популяциях деревьев долгоживущих особях, пребывающих в угнетенном состоянии, покуда в расположенном над ними листовом пологе не появляется просвет. И наконец, очень широко распространенное явление сезонного сбрасывания листвы — это тоже форма перехода к «врожденному покою»; она характерна для большого числа многолетних деревьев и кустарников. Сбросив листья, укорененные растения впадают в особое состояние, отличающееся пониженным уровнем обмена (что позволяет экономить энергию) и повышенной устойчивостью к различным неблагоприятным воздействиям. В таком состоянии они и переживают то время, пока держатся суровые условия (как правило, холода и низкая освещенность).

5.7.4. Ответная спячка у животных

Можно, по-видимому, предполагать, что явления ответной спячки у животных, как и явления ответного (вынужденного и наведенного) покоя у растений, складываются в таких условиях, изменения которых довольно трудно предугадать. В подобных обстоятельствах реагирование на неблагоприятные условия лишь после их наступления — это, конечно же, недостаток, но его могут с лихвой окупить два преимущества, а именно: 1) реагирование на благоприятные условия *сразу же*, как только они вновь возникают и 2) погружение в спячку лишь в тех слу-

чаях, когда неблагоприятные условия возникают *на самом деле*.

Именно так впадают в спячку многие млекопитающие: непосредственно в ответ на «ухудшение» условий существования да к тому же после обязательной приготовительной фазы. В спячке они приобретают «устойчивость» (путем сбережения энергии, сопряженного с понижением температуры тела), а по ходу самой спячки регулярно «высовываются» и «присматриваются» к тому, что творится за пределами их убежищ; в конце же концов, как только напасти минуют, животные прерывают спячку. У млекопитающих особенно поразительные примеры ответной спячки можно отыскать среди сумчатых: когда материнскому организму недостает тех или иных ресурсов, некоторые сумчатые бывают в состоянии на многие месяцы задержать развитие плода. Большинство плацентарных млекопитающих подобной возможности лишено.

Ответная спячка, напоминающая ответный покой семян растений, обнаруживается в жизненных циклах многих круглых червей (нематод), в особенности паразитических. Их покоящиеся цисты могут пребывать в состоянии приостановленной жизнедеятельности в течение многих лет и выходить из этого состояния лишь после поступления какого-либо особого сигнала, означающего, что в окружающей среде сложились благоприятные для развития условия (Sunderland, 1960). Таким сигналом может послужить заглатывание цисты хозяином, а если речь идет о нематодах, паразитирующих на высших растениях, — выделение растущим растением-хозяином в среду, окружающую цисту, каких-то веществ — стимуляторов «прорастания». Простейшие тоже нередко образуют цисты и внутри них пребывают в покое, прерывает который только повторное наступление определенных условий, например повторное залитие пересохшей лужи.

5.8. Расселение клонов

Формы роста: «фаланга» и «россыпь».

Согласно определению, модулярный рост состоит в многократном воспроизведении некоторых единиц строения. Следовательно, почти у всех клональных организмов каждый отдельный генет по мере роста распространяет вокруг себя свои части. Развиваясь и разрастаясь, дерево или коралл расселяет свои части по прилегающему участку среды обитания, тем самым его исследуя.

Если разрастание происходит по преимуществу в горизонтальном направлении (например, как у многих высших растений, с помощью ползучих стеблей или корневищ), то образуется распространяющийся во все стороны клон (укореняющийся

обычно в узлах). Межмодульные соединения в таком клоне нередко отмирают, и он превращается в набор разрозненных частей. В некоторых крайних случаях подобное клональное расползание приводит к тому, что из одной зиготы образуется в конечном счете очень старый клон, расселенный по огромной площади. Финский ботаник Ойнонен (Oinonen) изучал клональный рост корневищного папоротника-орляка (*Pteridium*). Согласно его оценкам, возраст отдельных клонов достигал 1400 лет, а один из них покрывал площадь около 14 га (участок размером 474×292 м). Способностью к клональному разрастанию обладают и некоторые древовидные растения: у них оно происходит за счет образования корневых отпрысков. Так, например, выросшими из единственного прародительского семени осинообразными тополями (*Populus tremuloides*) порою зарастают площади еще больше тех, что бывают заняты клонами орляка.

Организмы, образующие такими способами клоны, приобретают форму, соответствующую взаиморасположению составляющих их модулей. Между формами, возникающими в результате разрастания корневищ или столонов, существуют всевозможные взаимопереходы. В этом континууме можно выделить две крайние точки. Одной из них соответствуют те клоны, в которых межмодульные соединения длинны (а часто также тонки и недолговечны), отчего отдельные члены клона расположены один от другого поодаль. Подобные ростовые формы называют «рассыпными» («россыпями») или «партизанскими»: в самом деле, такая форма роста придает растению, гидроиду или кораллу черты, роднящие его с воюющим мелкими летучими отрядами войском — непрестанно перемещающимся, из одних мест исчезающим, а в других возникающим. Из мест неподходящих такие клоны быстро исчезают, а в местах подходящих столь же быстро появляются. Второй крайней точке континуума соответствуют клоны, растущие «фалангой»: межмодульные соединения в этих клонах короткие (зачастую толстые и долговечные), а сами модули упакованы очень плотно (Lovett Doust, Lovett Doust, 1982). Замечательные примеры ростовых «фаланг» представляют собой плотные куртины некоторых пустынных и полупустынных злаков (так называемых «туссоковых»). Растения и модулярные животные, растущие «фалангами», расширяют свои клоны потихоньку, а изначально занимаемые участки удерживают за собой подолгу; склонности к размещению своих модулей среди растений или животных, находящихся по соседству, они не обнаруживают, однако и соседям затесаться в гущу их «фаланг» бывает не так-то просто. Применительно к подобной форме роста термин «фаланга» употребляется по сходству с боевым порядком древнегреческого войска: воины в фаланге стояли плечом к плечу, а все их построение было окружено выставленными наружу щитами. (Весьма примечательно и в выс-

шей степени небезразлично для экологии следующее: рассыпному летучему войску фаланги не одолеть — так же точно, как и войску, воюющему фалангами, не одолеть войска рассыпного.)

Нечто подобное бывает даже у деревьев, не образующих клонов. Нетрудно видеть, что характер взаиморасположения почек предопределяет то, как будет расти крона: «фалангой» или же «россыпью». У деревьев, подобных кипарису (*Cupressus*), плотная упаковка модулей-побегов приводит к образованию сравнительно плотных и непроницаемых («фаланговых») крон; а вот рыхлые кроны ряда лиственных деревьев (*Acacia, Betula*) можно считать «рассыпными»: почки в них разбросаны далеко одна от другой, а побеги переплетаются с ветвями соседних деревьев и соседствуют с их почками. И уж вовсе превосходные примеры роста «россыпью» дают вьющиеся или карабкающиеся по лесным деревьям лианы: их почки и отдельные части листового покрова бывают разбросаны на очень большие расстояния — как по вертикали, так и по горизонтали.

От того, каким образом модулярные организмы распространяют и располагают свои модули, зависит и то, каким образом они взаимодействуют со своими соседями. Те из них, что растут «россыпью», то и дело сталкиваются и взаимодействуют (конкурируют) с организмами иных видов и с другими генетами своего собственного вида. У тех же, что растут «фалангой», дело обстоит иначе: бóльшая часть «столкновений» неизбежно приходится на столкновения между модулями одного и того же генета. В кронах кипарисов и в дерновинах «туссоковых» злаков конкуренция должна происходить прежде всего между частями одного и того же растения.

Как способ расселения клональный рост наиболее эффективен в водной среде. Многие водные растения легко распадаются на части, а уж фрагменты одного и того же клона в дальнейшем расселяются независимо, потому что для поддержания связи со своим водным субстратом они не нуждаются в корнях. Повсюду в мире проблемы зарастания водоемов связаны прежде всего с такими растениями, для которых характерно клональное размножение и распадение по мере роста на отдельные части. Ряски (см. рис. 4.2), водяной гиацинт, элодея (канадская водяная чума) и водный папоротник *Salvinia* (см. рис. 15.24) — все это примеры организмов, распространяющих свои модули; у таких организмов потомство одной-единственной зиготы способно расселиться по водным путям целой страны.

Часть 2

Взаимодействия

Введение

Жизнедеятельность любого организма изменяет среду его обитания. Организм может влиять на условия среды, например дождевой червь рыхлит почву, прорывая в ней ходы, и тем самым вентилирует ее; дерево испаряет влагу и тем самым охлаждает окружающий воздух. Животное или растение может также вносить или изымать из среды ресурсы, доступные для использования другим организмам: так, например, дерево затеняет все, что находится под ним, а корова поедает траву. Однако считать, что организмы действительно взаимодействуют, можно лишь тогда, когда особи тем или иным способом непосредственно влияют на жизнедеятельность друг друга. Эти взаимодействия во всем их разнообразии будут рассмотрены в гл. 6—13. Различают пять основных типов взаимодействий: конкуренция, хищничество, паразитизм, мутуализм и детритофагия. Подобно большинству биологических категорий, они не являются понятиями с абсолютно четкими границами.

«Конкуренция» в широком смысле — это взаимодействие, сводящееся к тому, что один организм потребляет ресурс, который был бы доступен для другого организма и мог им потребляться. Одно живое существо лишает части ресурса другое, которое вследствие этого медленнее растет, оставляет меньшее число потомков и имеет больше шансов погибнуть. Лишать друг друга потенциального ресурса могут особи как одного, так и разных видов. Мы решили рассмотреть эти ситуации в отдельных главах (гл. 6 и 7). Отчасти это связано с вполне естественным предположением о том, что потребности в ресурсах у особей одного вида более сходны, чем у особей разных видов. Взаимное влияние особей одного вида можно считать равноценным и симметричным. В случае с разными видами взаимодействие будет асимметричным. Мы не должны, однако, понимать эти различия слишком буквально — ведь процесс естественного отбора по существу зависит от различий между представителями одного и того же вида, а представители одного и того же вида могут различаться по своему состоянию, стадии развития и т. д. Кроме того, особи двух совершенно разных видов могут одина-

ково интенсивно использовать один и тот же ресурс: овца на лугу в большей степени объедает кролика, чем его сородич.

Гл. 8, 9 и 10 посвящены разным аспектам «хищничества», которые мы трактуем весьма широко. В них объединены те случаи, когда одно животное поедает другое полностью (например, сова, охотящаяся за мышью), а также те, когда хищник потребляет только часть жертвы, давая ей возможность восстановиться с тем, чтобы использовать ее вновь (пастбищный тип питания). Растительноядных и плотоядных животных мы также рассматриваем вместе. В гл. 8 исследуется сущность хищничества как явления, т. е. что происходит с хищником и что происходит с жертвой (независимо от того, животное это или растение). Особое внимание уделено пищевым отношениям между животными и растениями из-за тех тонких приспособлений, которые характеризуют реакцию растений на выедание их животными. В гл. 9 мы обсудим пищевое поведение животных, изучение которого ведется на стыке популяционной экологии и экологии поведения. Поведение отдельных хищников оказывает глубокое воздействие на динамику популяций как хищника, так и жертвы и анализ последствий пищевых отношений между ними составляет содержание гл. 10. Этот раздел экологии наиболее тесно связан с проблемами управления природными ресурсами — проблемой повышения продуктивности (это может относиться к популяциям рыб, китов, сенокосным угодьям или степям) и проблемой биологического и химического контроля за сельскохозяйственными вредителями и сорняками.

Рассматриваемые в этой части книги четыре процесса — конкуренция, хищничество, паразитизм и мутализм — включают взаимодействия между организмами, порождающие естественный отбор. Вероятно, воздействие хищников играет существенную роль в эволюции их жертв, а паразиты влияют на эволюцию своих хозяев. Столь же вероятно предположение о роли жертвы и организма-хозяина в эволюции хищников и паразитов. Если, как предполагал Дарвин, процесс эволюции является в значительной степени результатом взаимодействий между организмами, т. е. между хищниками и жертвами, паразитами и хозяевами, между организмами, приносящими обоюдную пользу и между конкурентами, то мы вправе ожидать, что экологические и эволюционные процессы переплетены самым тесным образом. В противоположность этому мертвый органический материал не оставляет потомства и потому не может ни эволюционировать, ни приумножаться. Тем не менее этот материал в ходе разложения вовлечен в сложные взаимодействия, и процессы, включающие конкуренцию, паразитизм, хищничество и мутуализм, — все основные экологические явления (кроме фотосинтеза) в миниатюре. Детритофагия, т. е. потребление мертвого органического материала, обсуждается в гл. 11.

В гл. 12, озаглавленной «Паразитизм и болезни» обсуждается вопрос, которому редко отводится целая глава в учебниках экологии, хотя более половины обитающих на Земле видов — паразиты. Четко очертить понятие «паразитизм» довольно трудно, особенно когда требуется отделить его от понятия «хищничество». Тем не менее если хищник обычно использует в пищу много жертв, поедая их целиком или частично, то паразит, как правило, питается за счет одного или очень немногих хозяев и, подобно многим консументам с пастбищным типом питания, если и убивает своего хозяина, то редко делает это сразу. Насекомых-паразитоидов, например таких, как наездники из сем. Ichneumonidae, развивающихся (часто поодиночке) в теле хозяев и убивающих их, нельзя с уверенностью отнести ни к хищникам, ни к паразитам. Мы рассматриваем их вместе с хищниками в гл. 8—10.

И наконец, в гл. 13 речь пойдет о мутуалистических отношениях между особями разных видов. При таких взаимодействиях выгоду получают оба организма. Экологические аспекты мутуализма не привлекали должного внимания и, в учебниках им (так же как и паразитизму) редко уделялась целая глава. Тем не менее на мутуалистов приходится значительная часть массы живого вещества в биосфере.

Взаимодействия между организмами часто обозначают с помощью простого кода, в котором каждый из пары взаимодействующих организмов представлен знаком «+», «—» или «0» в зависимости от влияния, оказываемого на него другим организмом. В соответствии с этим отношения «хищник — жертва» (включая взаимодействия между животными и растениями), в результате которых хищник получает пользу, а жертва несет урон, обозначаются «+—»; также обозначаются отношения между паразитом и хозяином. Очевидно, что мутуализм мы обозначим «++», а отношения между организмами, которые никак не взаимодействуют друг с другом, — «00». В последнем случае иногда употребляют термин «нейтрализм». Детритофагию следует обозначить «+0», так как потребитель извлекает в этом случае выгоду, а для объекта питания, которым является мертвый органический материал, результат процесса безразличен. В общем случае взаимодействия типа «+0» называют «комменсализм», но, как это ни удивительно, если речь идет о детритофагах, то это понятие обычно не употребляется. Используют его в случаях, связанных с паразитизмом, когда один организм («хозяин») служит источником пищи или убежищем для другого организма, но при этом хозяин не испытывает заметных вредных последствий. Конкуренцию часто представляют как взаимодействие, приносящее обоюдный вред и обозначают «——», но далее в гл. 6 и 7 мы увидим, что подчас невозможно выяснить, испытывают ли оба организма взаимный

ущерб. Такие ассимметричные взаимодействия, которые в общем виде могут быть обозначены кодом «—0», обычно называют «аменсализм». Строго говоря, аменсализмом можно считать те случаи, когда один организм осуществляет вредное воздействие (например, выделяет токсин) независимо от того, присутствует потенциально угнетаемый организм или нет.

Восемь глав, составляющих эту часть книги, довольно различны по стилю. Эти различия отражают некоторые действительно существующие различия в подходах, характерных для отдельных областей экологии. При изучении паразитизма и мутуализма наблюдается стремление к углубленному анализу сложных взаимоотношений между организмами и сравнительно мало внимания уделяется роли этих явлений в сообществе, частью которого являются взаимодействующие организмы. Так, мы многое знаем об экологии клубеньковых азотфиксирующих бактерий, связанных с бобовыми растениями, но нам гораздо меньше известно о роли имеющих клубеньки бобовых в естественных растительных сообществах. Мы также хорошо знакомы с экологией паразитических червей, населяющих кишечник, но нам мало что известно о том, как зараженность этими паразитами влияет на численность природных популяцией. Несколько по-другому обстоит дело с изучением межвидовой конкуренции. В этой области возникли очень сложные экспериментальные и теоретические подходы, но мы все еще чрезвычайно мало знаем о том, как часто происходит конкуренция в природе и сколь велика ее роль в естественных сообществах. Можно указать также на контраст между имеющим уже длительную историю математическим моделированием взаимодействий типа «хищник — жертва» и лишь совсем недавним обращением специалистов по моделированию к изучению мутуалистических отношений.

В силу подобных причин, а также из-за специфических интересов большинства наиболее влиятельных исследователей экология в целом развивается очень неравномерно. Существуют разделы, где имеется развитая теория, но отсутствует хорошая эмпирическая основа. В других случаях многочисленные факты остаются разрозненными из-за отсутствия теории, способной связать их друг с другом. Короче говоря, подобно любой другой науке, экология представляет собой область знаний, изобилующую брешами и «белыми пятнами».

Глава 6

Внутривидовая конкуренция

6.1. Введение: сущность внутривидовой конкуренции

Определение конкуренции. — Гипотетический пример.

Организмы растут, размножаются, гибнут и мигрируют (гл. 4 и 5). Они подвержены влиянию условий среды, в которой живут (гл. 2), и ресурсов, которые потребляют (гл. 3). Не существует животного или растения, живущего в полной изоляции. Любой организм по крайней мере часть своей жизни входит в состав популяции, состоящей из особей того же вида.

Особи одного вида имеют сходные потребности, удовлетворение которых обеспечивает их выживание, рост и размножение. Однако их суммарные потребности в каком-либо ресурсе могут в данный момент превышать его запас. В таком случае особи *конкурируют* за ресурс, и естественно, что некоторая часть их этого ресурса лишается. В данной главе рассматривается природа внутривидовой конкуренции и ее последствия для конкурирующих особей. Однако сначала следует привести рабочее определение: «конкуренция — это такое взаимодействие между особями, которое вызвано сходными потребностями в ограниченном ресурсе и которое приводит к снижению выживаемости, скорости роста и(или) размножения конкурирующих особей». Теперь мы можем рассмотреть конкуренцию более подробно.

Рассмотрим для начала простое гипотетическое сообщество: процветающую популяцию кузнечиков (все одного вида), питающихся травой (также одного вида). Чтобы выжить, кузнечики должны поедать траву, которая обеспечивает им поставку энергии и веществ, необходимых для построения тканей тела. Однако, разыскивая и потребляя пищу, они расходуют энергию и подвергают себя риску быть съеденными. Каждый кузнечик будет часто попадать в такое место, где до этого был стебелек травы, но другой кузнечик его съел. Всякий раз в таком случае, кузнечик должен искать другое место; при этом он тратит больше энергии и будет рисковать в большей степени, чем если бы он перед этим нашел корм. И чем больше кузнечиков конкурируют за пищу, тем чаще это будет происходить. Помимо того что возросшие энергетические затраты, повысившаяся вероятность гибели и понизившаяся скорость потребления пищи, действуя совместно, могут уменьшить шансы кузнечика вы-

жить, возрастание энергетических затрат при снизившемся рационе оставляет меньше доступной энергии для развития и размножения. Таким образом, поскольку вклад кузнечика в следующее поколение определяется выживаемостью и успехом размножения, чем больше особей одного и того же вида конкурирует с ним за пищу, тем меньшим будет этот вклад.

Что касается растения, то вклад индивидуального генотипа в следующее поколение будет зависеть от числа его потомков, которые сами со временем разовьются в размножающиеся растения. Отдельный проросток в плодородной почве с большой вероятностью доживет до репродуктивной зрелости и вследствие интенсивного модулярного роста даст многочисленное потомство. Но проросток, окруженный густой порослью, которая затеняет его листьями и истощает почву корнями, будет иметь мало шансов на выживание, и даже если он не погибнет, то почти наверное будет мелким, неразвитым и даст мало семян. Поэтому повышение плотности популяции уменьшает вклад каждой особи в следующее поколение.

6.2. Общие признаки внутривидовой конкуренции

Конечный эффект — влияние на плодовитость и выживаемость. — Конкуренция за ограниченные ресурсы. — Эксплуатационная конкуренция и интерференционная конкуренция. — Несимметричные конкурентные взаимодействия. — Конкуренция может увеличить приспособленность. — Зависимость результатов внутривидовой конкуренции от плотности.

Очевидно, что в обоих рассмотренных случаях внутривидовой конкуренции существует ряд общих черт. Во-первых, *конечным* результатом конкуренции является уменьшение вклада в следующее поколение, т. е. уменьшение по сравнению с тем вкладом, который мог быть сделан в отсутствие конкурентов. Внутривидовая конкуренция приводит к снижению скорости потребления ресурса в расчете на одну особь, возможно, понижает скорости индивидуального роста или развития или приводит к уменьшению количества запасных веществ. Все это в свою очередь снижает выживаемость и (или) уменьшает плодовитость. Как было показано в гл. 4, выживаемость и плодовитость вместе определяют успех размножения особи.

Во-вторых, при внутривидовой конкуренции ресурс, за который особи конкурируют, должен быть ограниченным. Кислород, например, хотя и совершенно необходим для жизнедеятельности, не является таким ресурсом, за который кузнечики или травянистые растения конкурируют; этот ресурс возобновляется гораздо быстрее, чем поглощается даже самыми плотными популяциями. Конкуренция за свет, пищу, пространство

или любой другой ресурс существует также только в том случае, если их запасы *ограниченны.*

Во многих случаях конкурирующие особи непосредственно не взаимодействуют друг с другом, но реагируют на снижение уровня ресурса из-за присутствия и жизнедеятельности других особей. Так, на кузнечиков, конкурирующих за пищу, другие кузнечики влияют не прямо, а через уменьшение количества пищи и возросшую трудность найти доброкачественную пищу из оставленной конкурентами. Сходным образом на травянистые растения при конкуренции неблагоприятно влияет присутствие ближайших соседей, потому что зона, из которой это растение получает ресурсы (свет, вода, питательные вещества), перекрывается «зонами изъятия ресурса» соседних растений. Во всех рассмотренных случаях конкуренцию называют *эксплуатационной*, поскольку каждая особь получает то количество ресурса, которое осталось после изъятия этого ресурса конкурентами.

Однако, во многих других случаях конкуренция принимает иную форму, известную под названием *интерференционной*. Эта форма конкуренции предполагает непосредственное взаимодействие особей друг с другом, так что одна из них действительно препятствует тому, чтобы другая заняла часть местообитания и использовала имеющиеся там ресурсы. Интерференционная конкуренция (или интерференция) встречается, например, среди подвижных животных, которые охраняют свою *территорию* (более детально этот вопрос будет обсуждаться в разд. 6.11): в результате сама территория принимает статус ресурса. Интерференционная конкуренция встречается также среди прикрепленных организмов. Например, присутствие на камне морского желудя мешает другой особи этого вида занять то же самое место, хотя оба они могут в избытке быть обеспечены там пищей. В природе интерференция очень широко распространена среди прикрепленных животных и растений, которые населяют скалистые берега: это часто выражается в том, что одна особь обгоняет другую в росте. В таких ситуациях результаты конкуренции становятся отчетливыми, тогда как во многих случаях эксплуатационной конкуренции они выражены гораздо слабее. На самом деле интерференция почти всегда сопровождается элементом эксплуатации, хотя, конечно, существует много случаев эксплуатационной конкуренции без интерференции.

В-третьих, характерной чертой внутривидовой конкуренции считается то, что конкурирующие особи по существу равноценны, но на самом деле это далеко не так. Сам факт отнесения этих особей к «одному виду» означает, что многие их существенные характеристики сходны, и можно ожидать, что они используют одинаковые ресурсы и во многом одинаково реагируют на условия среды. Однако мы должны с осторожностью отно-

ситься к представлению о том, что результаты взаимодействий между конкурирующими особями одинаковы. Существует много примеров, когда во внутривидовой конкуренции наблюдается хорошо выраженная асимметричность: сильный ранний проросток будет, вероятно, затенять низкорослый экземпляр, появившийся позднее, а более взрослая и крупная мшанка в прибрежном биотопе будет, вероятно, «перерастать» (или, точнее, обрастать) более молодую и мелкую колонию. Кроме того, причиной несимметричных конкурентных взаимодействий могут быть и наследуемые различия между особями. Например, генетически высокорослый злак будет, как правило, затенять и подавлять генетически низкорослое растение того же вида. Следовательно, мы не можем утверждать, что конкурирующие особи одного и того же вида полностью равноценны. Мы можем говорить лишь о том, что особи одного вида с большей вероятностью, чем представители разных видов, нуждаются в одинаковых ресурсах и что особи одного вида с большей вероятностью одинаково реагируют на присутствие друг друга.

Неравноценность конкурентов означает, что конечный результат конкуренции далеко не одинаков для разных особей. Слабые конкуренты могут внести лишь небольшой вклад в своих потомков или же вовсе не оставить потомства. Вклад сильных конкурентов в потомство может остаться практически неизменным. На самом деле при наличии интенсивной конкуренции сильный конкурент может фактически внести *относительно больший* вклад в следующее поколение, чем при полном отсутствии конкуренции (т. е. если самец или самка продолжают размножаться тогда, когда все другие вокруг перестают). Другими словами, хотя конечным результатом конкуренции и является уменьшение числа потомков, это не всегда означает снижение индивидуальной приспособленности (т. е. относительного вклада), особенно для самых сильных конкурентов. Следовательно, было бы неправильно говорить о том, что конкуренция «вредно влияет» на всех конкурирующих особей (Wall, Begon, 1985).

Наконец, четвертой характерной чертой внутривидовой конкуренции является то, что ее возможное влияние на любую особь тем сильнее, чем большее число конкурентов взаимодействует. Поэтому, результаты внутривидовой конкуренции следует считать *зависимыми от плотности*. Для того чтобы лучше понять внутривидовую конкуренцию сначала следует рассмотреть влияние плотности популяции на отдельных особей, в частности на их гибель, рождение и рост.

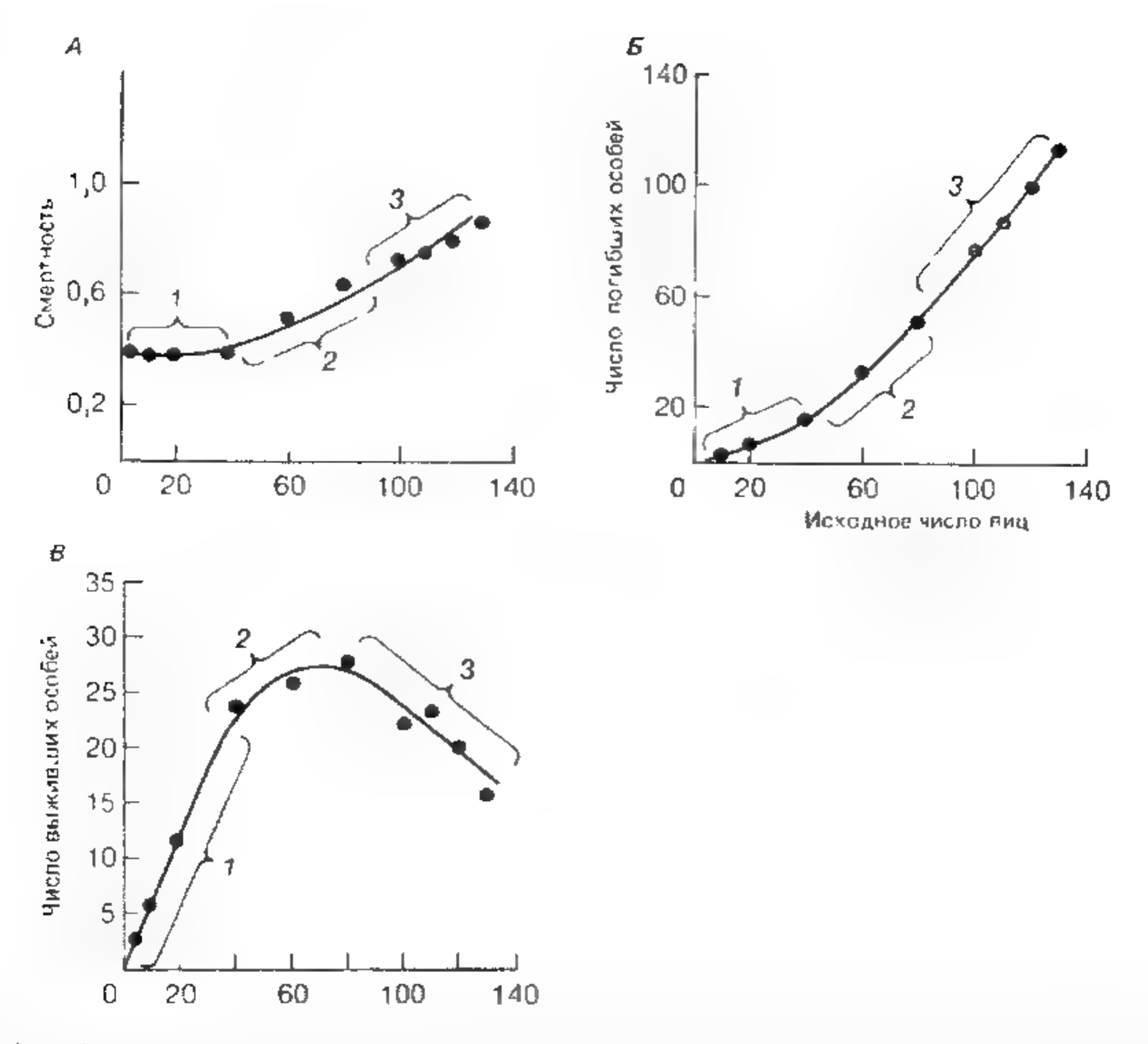


Рис. 6.1. Зависимая от плотности смертность в популяции малого мучного хрущака *Tribolium confusum*. *А*. Влияние плотности на смертность. *Б*. Влияние плотности на число погибших особей. *В*. Влияние плотности на число выживших особей. На участке *1* смертность не зависит от плотности; на участке *2* смертность не полностью компенсирует возрастание плотности; на участке *3* имеет место «сверхкомпенсация». (По Bellows, 1981.) (По оси абсцисс во всех случаях отложено исходное число яиц.)

6.3. Внутривидовая конкуренция и зависимые от плотности смертность и плодовитость

Смертность, независимая от плотности.— «Неполная компенсация».— «Сверхкомпенсация».— Точная компенсация.— Пример из царства растений. Внутривидовая конкуренция и плодовитость.— Плотность и скученность.

На рис. 6.1 показана кривая смертности мучного хрущака (*Tribolium confusum*), когорты которого выращивались при различных значениях плотности (Bellows, 1981). Для этого известное число яиц помещали в стеклянные пробирки, содержавшие по 0,5 г смеси муки и дрожжей; затем в каждой пробирке подсчитывали число жуков, доживших до взрослого состояния. Эти данные были представлены в трех разных формах, дополняющих друг друга, и в каждом случае на кривой были выделены три участка. Рис. 6.1, *А* иллюстрирует влияние

плотности на удельную смертность, т. е. на долю особей, погибших в ходе развития от яйца до взрослого состояния, или же на шанс (вероятность) гибели отдельной особи. Кривая на рис. 6.1, *Б* описывает зависимость от плотности абсолютного *числа* особей, не доживших до взрослого состояния. (Очевидно, что с ростом плотности, число особей, которые имеют шанс погибнуть, также возрастает. Поэтому не удивительно, что абсолютное число погибших особей с ростом плотности увеличивается.) Наконец, на рис. 6.1, *В* показано влияние плотности на число выживших жуков. (И снова, по мере того как плотность увеличивается, возрастает число особей, которым «предоставляется» шанс выжить.)

В пределах участка *1* (соответствующего низкой численности) на кривой (рис. 6.1., *А*) при увеличении плотности смертность оставалась постоянной. Количество как погибших, так и выживших особей возрастало (рис. 6.1, *Б* и *В*), но *доля* погибших оставалась неизменной, что соответствует прямолинейному отрезку на участке *1* рис. 6.1, *Б* и *В*. Смертность на этом участке кривой не зависела от плотности, и, следовательно, при таких значениях плотности между жуками, по-видимому, внутривидовой конкуренции не было. Отдельные особи гибли, но на вероятность дожить до взрослого состояния плотность не влияла. Такая независимая от плотности гибель происходит в популяции при любых значениях плотности и представляет собой фоновый уровень, который любая зависимая от плотности смертность будет превышать.

На участке *2* явно выражены зависимые от плотности результаты внутривидовой конкуренции. Число погибших особей с ростом плотности продолжает увеличиваться, но это увеличение происходит гораздо быстрее, чем на участке *1* (рис. 6.1, *Б*). Число выживших особей также продолжает увеличиваться, но значительно медленнее, чем на участке *1* (рис. 6.1, *В*). Причина этих изменений в том, что *смертность* с увеличением плотности возросла (рис. 6.1, *А*), т. е. имела место зависимая от плотности гибель особей. Однако, хотя вероятность гибели на участке *2* и возросла, это произошло не так быстро, как увеличение плотности. В пределах заданного диапазона увеличение плотности яиц по-прежнему вызывало рост численности взрослых особей. Смертность возрастала, но недостаточно быстро, чтобы компенсировать увеличение плотности («неполная компенсация»).

На участке 3 рассматриваемой кривой отражена еще более интенсивная внутривидовая конкуренция. Влияние возрастающей смертности превосходит эффект любого увеличеиия плотности («сверхкомпенсация»), т. е. повышение исходной численности яиц приводит к еще большему пропорциональному (относительно начальной плотности) возрастанию смертности. Таким образом, в этом диапазоне плотности при большей исходной

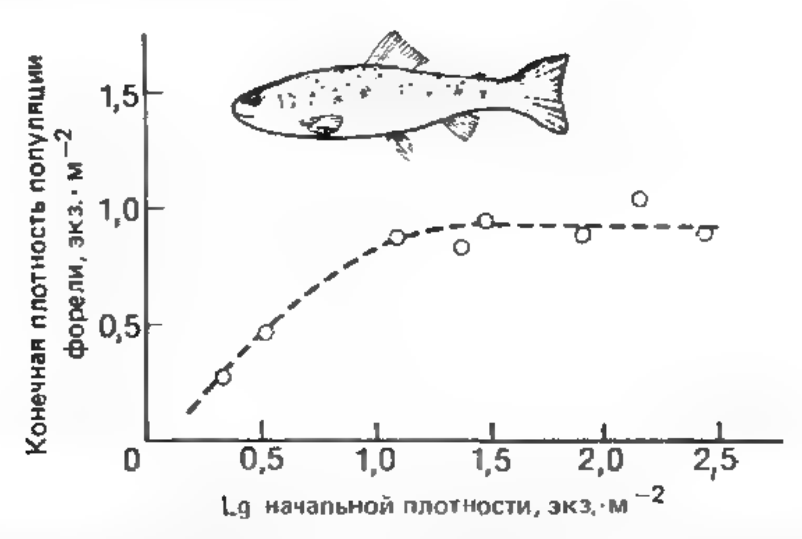


Рис. 6.2. Зависимая от плотности смертность мальков форели. При высокой плотности популяции увеличение смертности точно компенсирует возрастание плотности, результатом чего является постоянная численность выживающих особей. (Из Hassel, 1976, по Le Cren, 1973.)

плотности яиц меньшее число особей доживает до взрослой стадии. В самом деле, если диапазон значений плотности расширить, то в некоторых пробирках совсем не будет обнаруживаться живых особей: развивающиеся жуки будут поедать всю доступную пищу, прежде чем любой из них достигнет взрослой стадии. Но независимо от того, сколь сильно выражено влияние смертности, важно, что при соответствующих величинах плотности внутривидовая конкуренция может приводить к зависимой от плотности смертности, а это означает увеличение смертности с ростом численности популяции.

Несколько иная ситуация показана на рис. 6.2, который иллюстрирует влияние плотности популяции на смертность молоди форели (Le Cren, 1973). Ни одно из испытанных значений плотности не было достаточно низким для того, чтобы полностью устранить внутривидовую конкуренцию; даже при самых низких значениях наблюдалась зависимая от плотности смертность, которая, однако, не компенсировала эффекта увеличения плотности. При более высоких величинах плотности смертность никогда не превышала создаваемое увеличение численности популяции, а *в точности его компенсировала*: всякое возрастание числа мальков сопровождалось соответствующим повышением смертности. Таким образом, численность выживших рыб достигала постоянного уровня и удерживалась на нем независимо от начальной плотности.

Другой пример, иллюстрирующий смертность среди соевых бобов, представлен на рис. 6.3. Через 22 сут после посева почти все семена дали всходы; гибели растений практически не наблюдалось и зависимая от плотности смертность безусловно отсутствовала. Однако, через 39 сут зависимая от плотности смертность уже была выражена, хотя и не приводила к сниже-

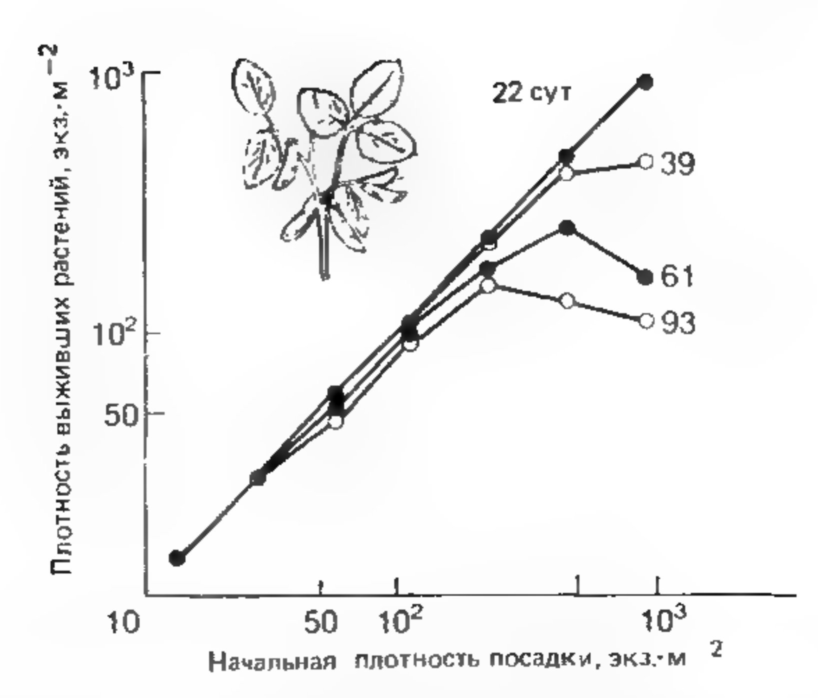


Рис. 6.3. Зависимая от плотности смертность в посевах сои (*Glycine soja*). Через 61 и 93 сут возрастающая смертность превышает эффект увеличения плотности посева и число выживших растений снижается. (По Yoda et al., 1963)

нию конечной численности растений при высокой плотности посадки. Через 61 и 93 сут эффект смертности при высоких значениях плотности посадки был настолько велик, что вызывал значительное снижение численности растений — чем больше высаживали, тем меньше растений в результате выживало.

Кривая зависимой от плотности плодовитости, показывающая влияние внутривидовой конкуренции, является до известной степени зеркальным отражением кривой смертности, зависимой от плотности (рис. 6.4). В этом случае удельная (в расчете на одну самку) рождаемость *падает* по мере того, как усиливается внутривидовая конкуренция. При самых низких значениях плотности рождаемость от нее не зависит (рис. 6.4, *А* и *Б*), но с ростом плотности и возникновением внутривидовой конкуренции рождаемость снижается, причем вначале так, что не компенсирует этот рост (рис. 6.4, *А*, *Б* и *В*), затем снижение рождаемости строго компенсируется (рис. 6.4, *В*), а при более высоких плотностях становится столь низкой, что численность популяции начинает падать (рис. 6.4, *А*).

Зависимость от плотности и внутривидовая конкуренция тесно связаны друг с другом. Всякий раз, когда возникает внутривидовая конкуренция, ее влияние на выживаемость, плодовитость или численность потомства зависит от плотности. Однако, как будет видно из последующих глав, кроме внутривидовой конкуренции существуют и другие процессы, также зависящие от плотности.

Конечно, интенсивность внутривидовой конкуренции, которую испытывает отдельная особь, на самом деле не определяется плотностью популяции в целом. Скорее она зависит от

того, насколько данная особь вытесняется и подавляется ближайшими соседями. Особенно отчетливо это выражено среди растений и других прикрепленных организмов. По мере возрастания плотности будет устанавливаться характерный уровень скученности. Однако если плотность в пределах популяции изменяется, то многие особи окажутся в условиях скученности, существенно отличающихся от характерного уровня. На самом деле то же самое, хотя и в меньшей степени, справедливо и для подвижных организмов; разные особи сталкиваются и взаимодействуют с разным числом конкурентов. Плотность, таким образом, является абстрактным понятием, применимым к популяции в целом, но не обязательно относится к каждой особи этой популяции. Часто, но не всегда плотность — наиболее удобный показатель для выражения степени скученности организмов.

6.4. Внутривидовая конкуренция и регуляция численности популяции

Конкуренция может привести к устойчивому равновесию.— Природные популяции нельзя охарактеризовать с помощью только одного параметра, такого, как предельная плотность насыщения.— Наибольшая скорость роста популяции наблюдается при промежуточных значениях плотности. Рост численности популяции при низкой плотности следует S-образной кривой.

Несмотря на различия, в приведенных выше примерах явно существуют типичные кривые, характеризующие влияние внутривидовой конкуренции на смертность (рис. 6.1—6.3) и рождаемость (рис. 6.4). В обобщенном виде эти зависимости представлены на рис. 6.5 и 6.7.

Рис. 6.5 еще раз иллюстрирует то, что с увеличением плотности удельная рождаемость со временем снижается, а удельная смертность возрастает. Очевидно, должна существовать и такая плотность, при которой характеризующие эти изменения кривые пересекаются. При более низких значениях плотности рождаемость превосходит смертность и популяция растет; при более высоких — смертность превышает рождаемость и численность популяции снижается. При плотности, соответствующей точке пересечения кривых, рождаемость и смертность уравновешены и численность популяции не меняется. Такая плотность отвечает состоянию *устойчивого равновесия*, вблизи которого все другие значения плотности будут стремиться приблизиться к ней. Другими словами, внутривидовая конкуренция, влияя на рождаемость и смертность, *регулирует* популяцию, поддерживая ее плотность на стабильном уровне, при котором рождаемость уравновешена смертностью. Такую плотность называют *предельной плотностью насыщения* и обычно обозначают символом

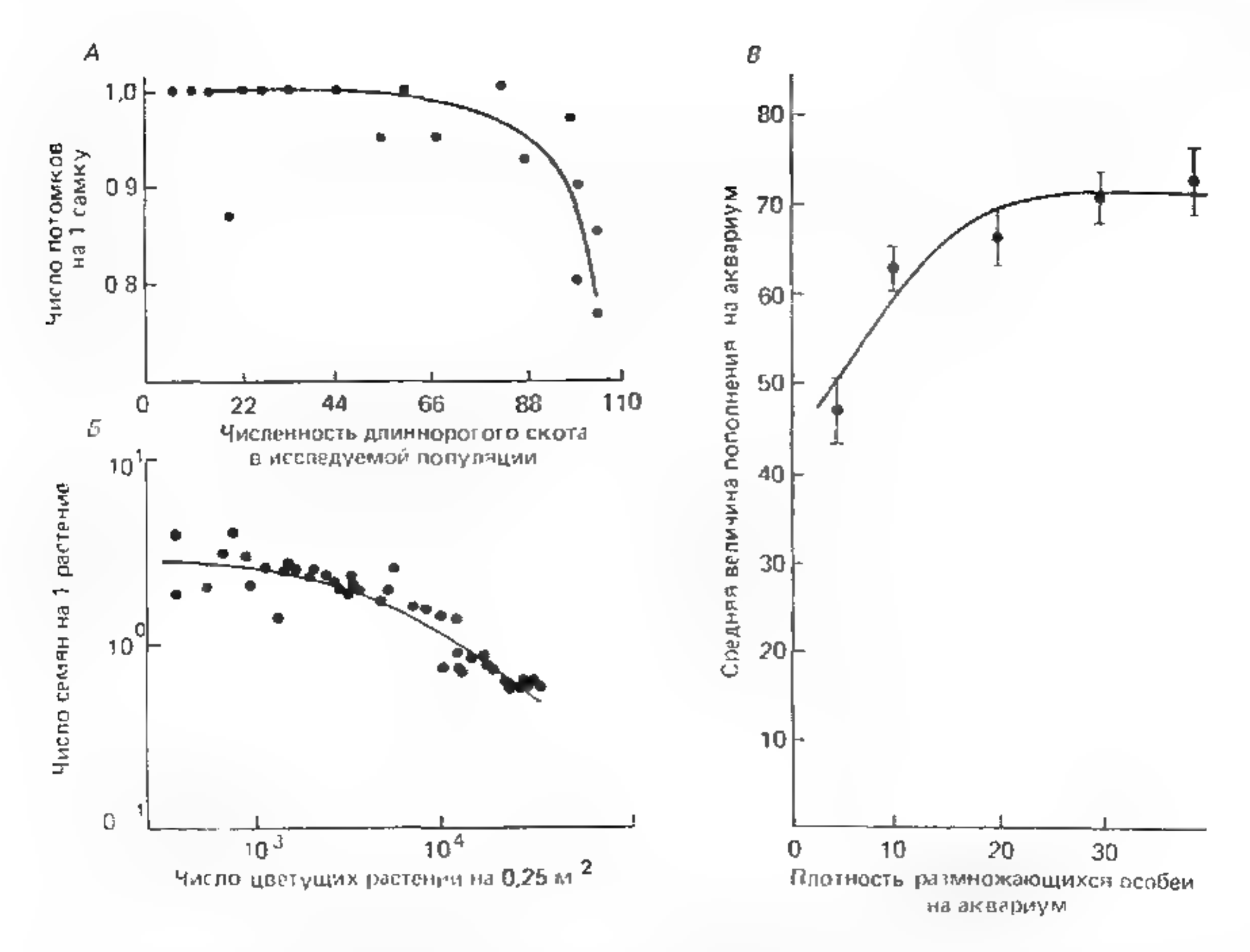


Рис. 6.4. Зависимая от плотности плодовитость. *А*. В популяции длиннорогого скота по мере роста плотности плодовитость сначала от нее не зависит, а при высоких значениях плотности наблюдается «сверхкомпенсация». (Fowler, 1981) *Б*. У однолетнего растения *Vulpia fasciculata*, произрастающего на песчаных дюнах, при низких значениях плотности плодовитость от нее не зависит, с увеличением плотности наблюдается неполная компенсация. (Из Watkinson, Davy, 1985, по Watkinson, Harper, 1978.) *В*. У моллюска *Musculium securis* с увеличением плотности происходит переход от неполной до почти компенсирующей зависимости от плотности. (Mackie et al., 1978.)

K (рис. 6.5). Это название дано потому, что оно характеризует тот размер популяции, который имеющиеся ресурсы среды могут только поддерживать («переносить») без тенденции к увеличению или уменьшению.

Однако если гипотетические популяции, подобные тем, которые схематически представлены на рис. 6.5, могут быть охарактеризованы просто с помощью предельной плотности насыщения, то любую природную популяцию нельзя охарактеризовать только с помощью этого параметра. Объясняется это многими причинами и, в частности, тем, что условия среды подвержены непредсказуемым комбинациям; тем, что на особей влияют многочисленные факторы, и внутривидовая конкуренция — лишь один из них; и наконец, тем, что ресурсы среды не только влияют на плотность популяции, но и сами зависят от плотности. Таким образом, внутривидовая конкуренция не удерживает естественные популяции на предсказуемом и неизменном уров-

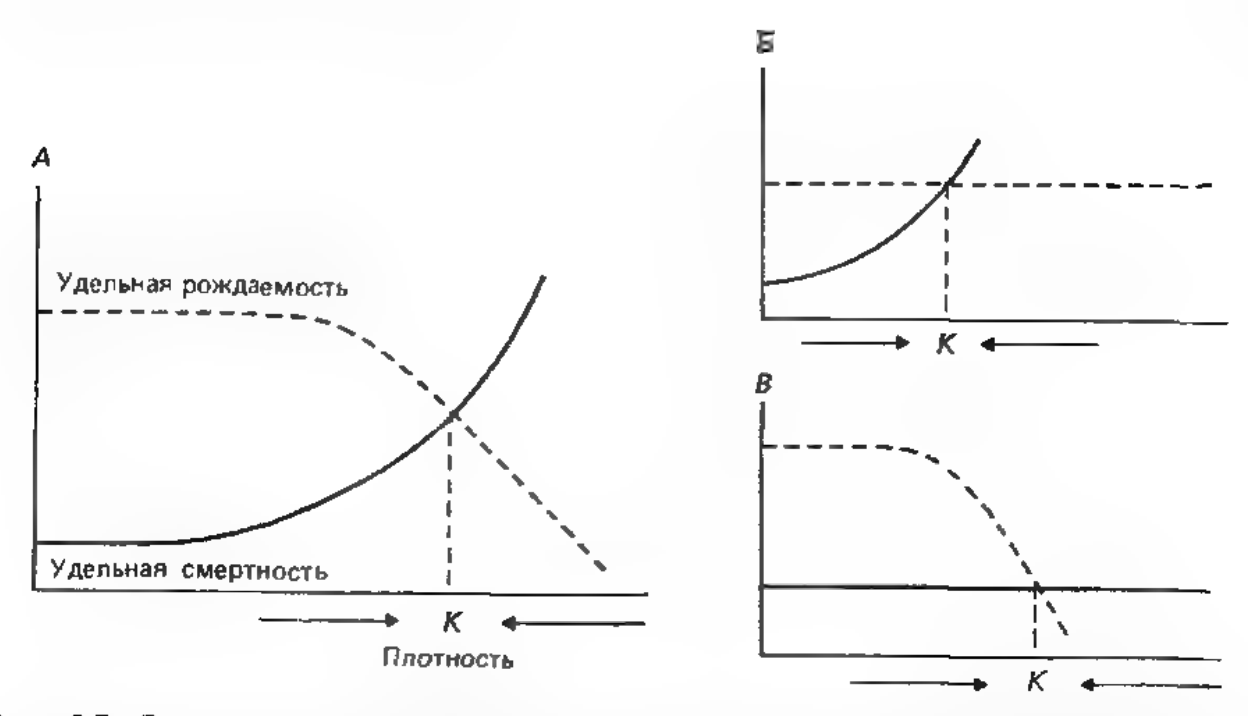


Рис. 6.5. Зависимые от плотности рождаемость и смертность обусловливают регуляцию численности популяции. Если оба (*А*) или один из параметров (*Б* и *В*) зависят от плотности, то кривые пересекаются. Плотность, при которой происходит пересечение, называется предельной плотностью насыщения (*К*). При плотности ниже *К* популяция растет, при плотности выше *К* — уменьшается; при плотности, равной *К*, наблюдается устойчивое равновесие. На рисунке дана лишь самая общая схема

не, соответствующем предельной плотности насыщения. Конкуренция может действовать в широком диапазоне начальных значений плотности и может приводить их к гораздо более узкому диапазону конечных значений, определяя, таким образом, тенденцию к поддержанию плотности в определенных пределах. Именно в этом смысле обычно считается, что внутривидовая конкуренция может регулировать численность популяции. Например, на рис. 6.6, *А* показаны сезонные и многолетние колебания численности популяции кумжи, *Salmo trutta* (Elliott, 1984), а на рис. 6.6, *Б* — сходные колебания в популяции кобылки *Chorthippus brunneus* (Richards, Waloff, 1954). В этих примерах нет простых величин предельной плотности насыщения, но ясно прослеживается тенденция к относительному постоянству «конечной» для каждого года плотности («численность в конце лета» в первом случае, «взрослые особи» — во втором), несмотря на значительные колебания плотности в пределах каждого года и очевидную возможность увеличения численности, которая прослеживается в обеих популяциях.

В самом деле, представление об устойчивой плотности, которая устанавливается вблизи точки предельной плотности насыщения, даже в упрощенных популяциях применимо только в тех случаях, когда зависимость от плотности выражена не слишком сильно. Там, где существует очень сильная зависимость от плотности, могут возникать циклические или даже случайные

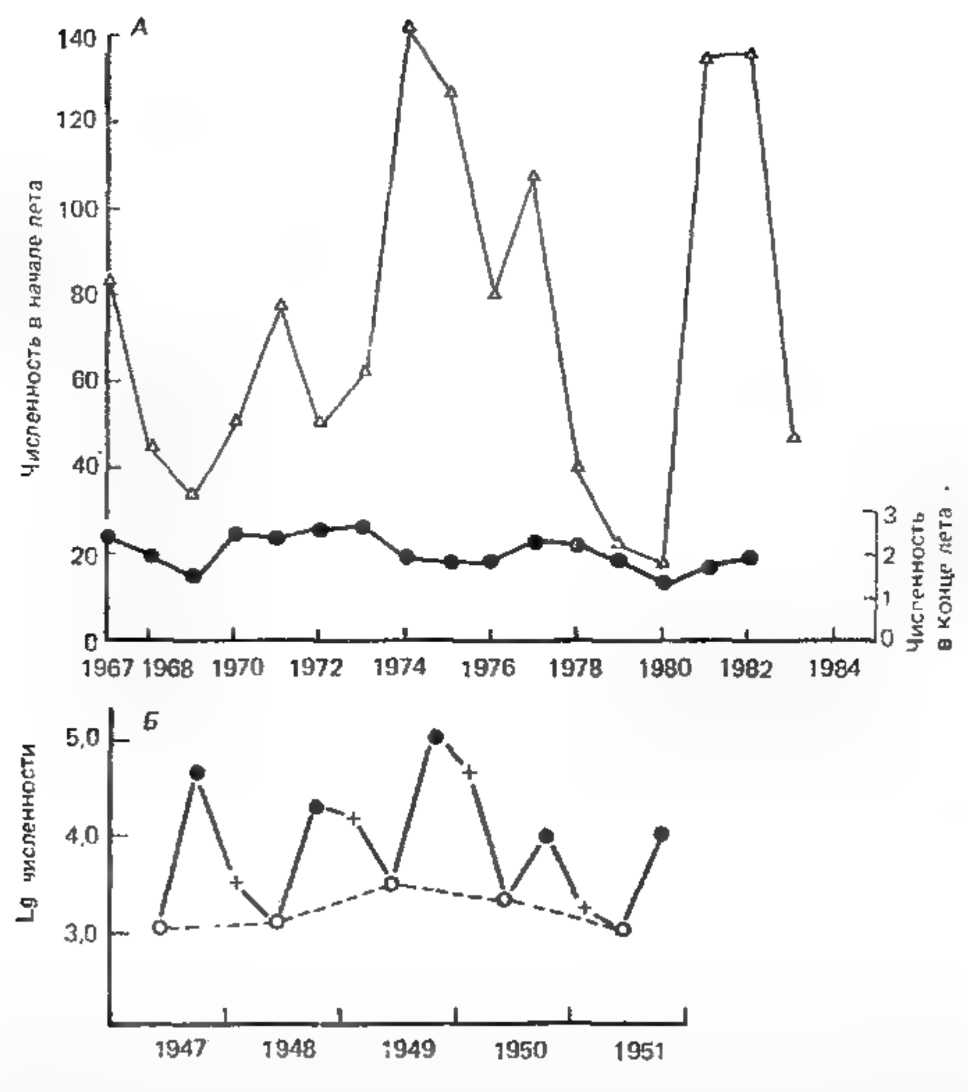
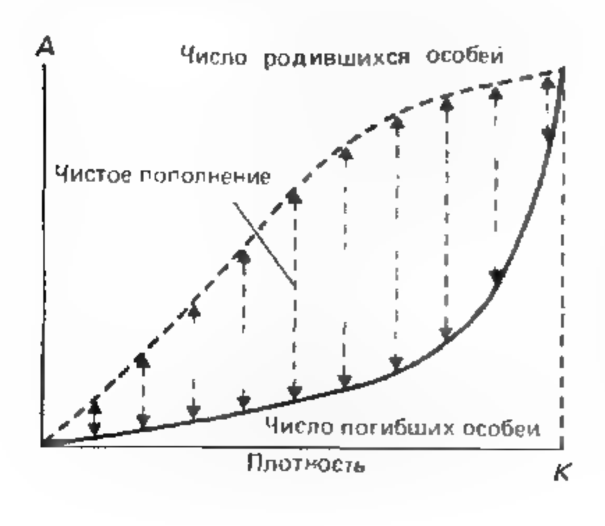
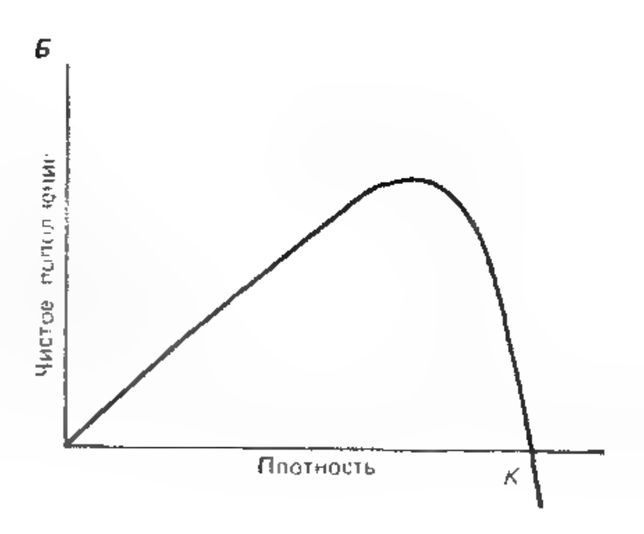


Рис. 6.6. Примеры регуляции численности популяции. *А*. Кумжа (*Salmo trutta*) в р. Лейк-Дистрикт (Англия). Треугольники — численность популяции в начале лета, включая личинок, кружки — численность в конце лета. Обратите внимание на различие осей ординат (по *Elliott*, 1984). *Б*. Кобылка *Chorthippus brunneus* в Южной Англии. Черные кружки — яйца; крестики — нимфы; белые кружки — взрослые особи (масштаб логарифмический). (По Richard, Waloff, 1954). В этих примерах нельзя точно оценить предельную плотность насыщения, но «конечные» плотности («конец лета» и «взрослые особи») от года к году остаются относительно постоянными, несмотря на большие колебания численности в пределах года

изменения численности популяции. В дальнейшем (разд. 6.8) мы вернемся к этому вопросу.

Другой вариант общей схемы внутривидовой конкуренции показан на рис. 6.7, *А*, где по вертикали отложены значения численности, а не скорости. Разность между двумя кривыми (число рожденных минус число погибших) представляет собой число особей, которые пополняют популяцию на соответствующей стадии. Эта разность, следовательно, является *чистой скоростью пополнения* популяции: число особей, на которое изменяется численность популяции в течение какой-либо стадии развития или за какой-либо промежуток времени. Как показывают кривые рождаемости и смертности, пополнение популяции невелико при самых низких значениях плотности, возрастает по





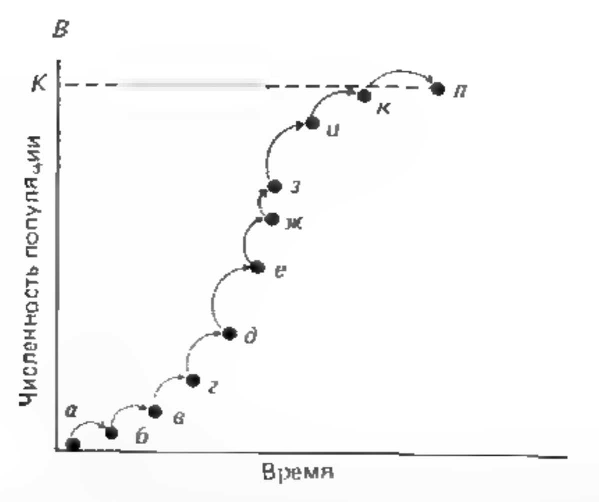
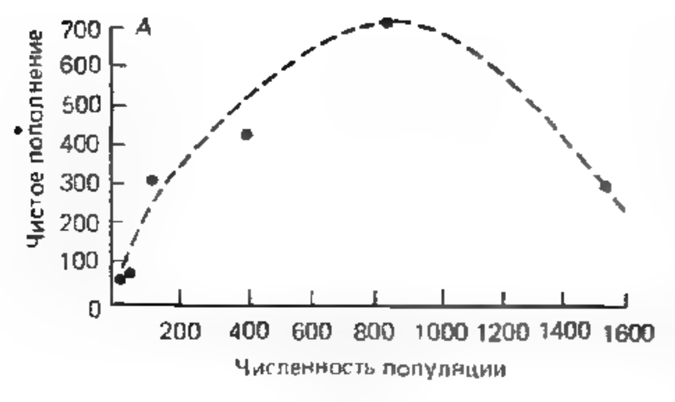
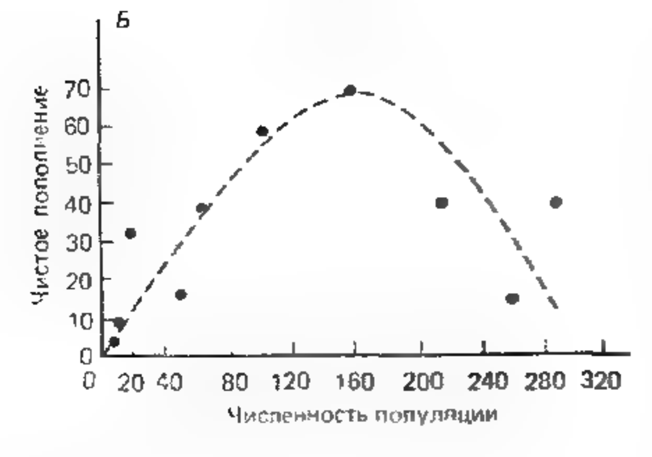


Рис. 6.7. Некоторые общие аспекты внутривидовой конкуренции. *А*. Зависимые от плотности изменения числа погибших и родившихся особей в популяции: чистое пополнение представляет собой разность между числом родившихся и погибших особей. *Б*. Зависимое от плотности влияние внутривидовой конкуренции на чистое пополнение: «п-образная» кривая с одним максимумом. *В*. Рост численности популяции в соответствии с закономерностями, показанными на *А* и *Б*: «*S*-образный» или сигмоидный рост, при котором численность достигает предельной плотности насыщения

мере ее увеличения, снова снижается при достижении предельной плотности насыщения и становится отрицательным (смертность превышает рождаемость), когда начальная плотность превышает *K* (рис. 6.7, *Б*). Таким образом, общее пополнение популяции невелико в тех случаях, когда размножаются лишь немногие особи и когда наблюдается интенсивная внутривидовая конкуренция. Скорость пополнения достигает максимума, т. е. численность популяции растет быстрее всего, при некоторой промежуточной плотности.

Конкретный вид связи между чистой скоростью пополнения популяции и ее плотностью меняется в зависимости от особенностей биологии рассматриваемого вида (например, фазаны, мухи и киты на рис. 6.8). Кроме того, поскольку скорость пополнения зависит от множества факторов, все эмпирические точки никогда не ложатся точно на какую-либо определенную кривую.





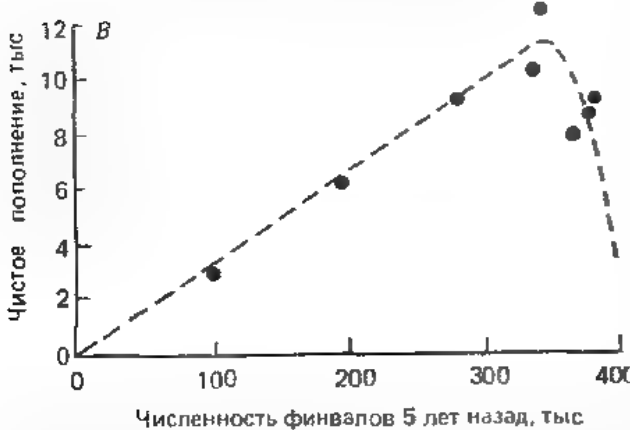
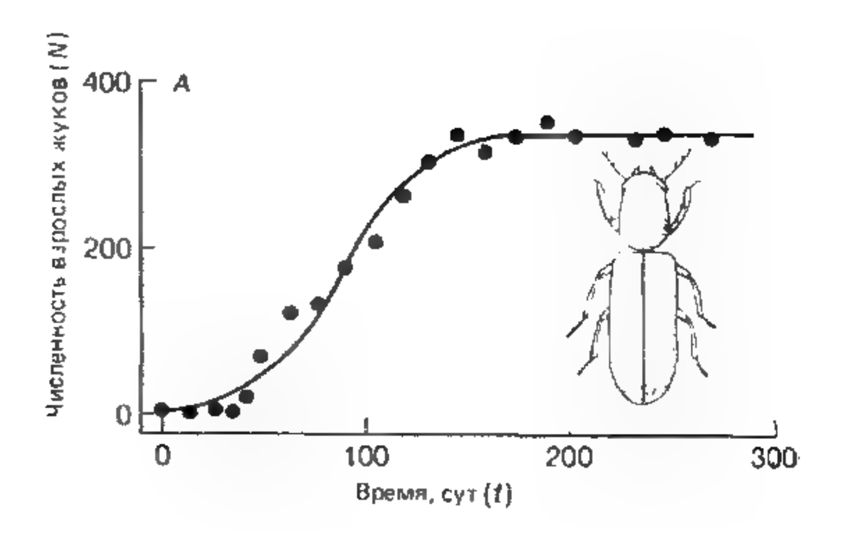


Рис. 6.8. Примеры колоколообразных кривых пополнения, проведенных на глаз в соответствии с данными, показанными точками. *А*. Обыкновенный фазан на о. Протекши-Айленд после его интродукции в 1937 г. (Из Einarsen, 1945.) *Б*. Экспериментальная популяция плодовой мухи *Drosophila melanogaster*. (Из Pearl, 1927.) *В*. Оценки численности популяции антарктического финвала. (По Allen, 1972.)

Тем не менее на рис. 6.8 во всех случаях наблюдается колоколообразная кривая. Форма этой кривой отражает общую природу зависимых от плотности изменений рождаемости и смертности всякий раз, когда возникает внутривидовая конкуренция. Вспомним в связи с этим, что колоколообразная кривая, отражающая связь между индексом листовой поверхности (ИЛП) популяции растений и скоростью роста популяции (см. рис. 3.7), по сути является такой же — наибольший прирост биомассы наблюдается при промежуточных значениях ИЛП, а наименьший — при высоких ИЛП (в большой степени выражено взаимное затенение и конкуренция).

Кроме того, кривые, показанные на рис. 6.7, *А* и *Б*, могут быть использованы для прогнозирования роста численности популяции, которая исходно очень невелика (например, когда вид заселяет незанятую область). Если рассматривать некую последовательность временны́х интервалов, то плотность в конце каждого интервала может считаться начальной для последующего. Это показано на рис. 6.7, *В*. Представим себе небольшую популяцию, численность которой гораздо ниже предельной плотности насыщения, возможной в данных условиях (рис. 6.7, *В*, точка *а*). Поскольку популяция невелика, за один временно́й интервал она увеличит свою численность незначительно (рис. 6.7, *Б*) и достигнет только точки *б* (рис. 6.7, *В*). В следующий временно́й интервал, однако, когда популяция увеличила свою численность, она будет расти быстрее (к точке *в*) и еще быстрее в следующий (к точ-



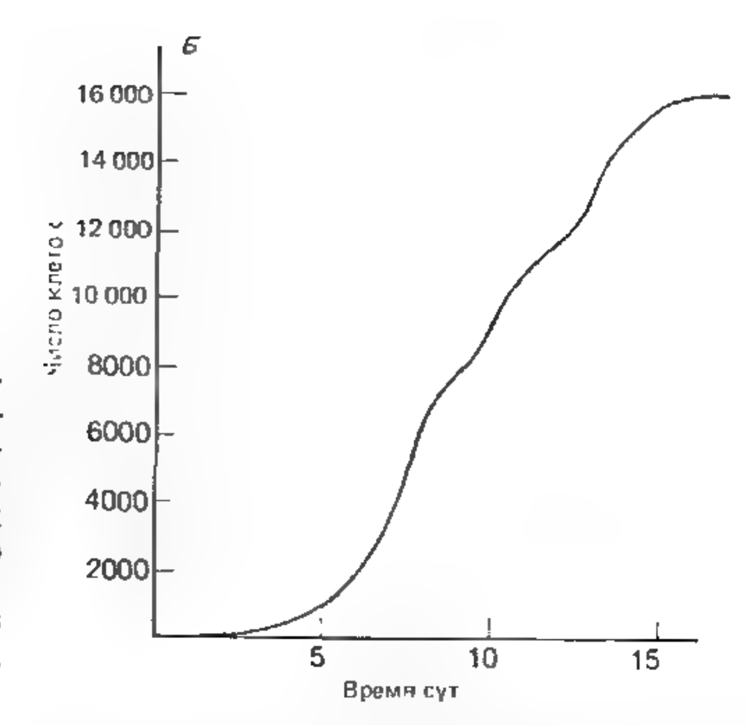


Рис. 6.9. Эмпирические S-образные кривые популяционного роста. *А*. Жук *Rhizopertha dominica* в 10-граммовой порции пшеничных зерен, пополняемой каждую неделю. (Crombie, 1945.) *Б*. Водоросль *Chlorella* в культуре. (Pearsall, Bengry, 1940.)

ке *г*). Этот процесс продолжается до тех пор, пока популяция в своем развитии не минует положение максимума на кривой скорости пополнения (рис. 6.7, *Б*). После этого численность популяции растет с понижающейся в каждом последующем интервале скоростью (точки *ж*, *з*, *и*, *к*) до тех пор, пока популяция не достигнет предельной плотности насыщения (*K*) и не прекратит рост полностью. Следовательно, можно ожидать, что увеличение плотности популяции от низкой до предельной описывается «S-образной» или «сигмоидной» кривой. Такая форма кривой является следствием колоколообразной кривой скорости пополнения, в свою очередь зависящей от внутривидовой конкуренции.

Безусловно, картина, изображенная на рис. 6.7, *В*, как и остальные зависимости на рис. 6.7, является значительным упрощением, грубой схематизацией. Кроме всего прочего, предполагается, что изменение численности популяции определяется *только* внутривидовой конкуренцией. Тем не менее нечто похожее на сигмоидный рост популяции может наблюдаться во многих природных и экспериментальных ситуациях (рис. 6.9).

Внутривидовая конкуренция ведет к зависимому от плотности увеличению смертности или к зависимому от плотности снижению рождаемости; эти процессы могут слабо влиять (неполная компенсация), приводить к значительному снижению (сверхкомпенсация) или уравновешивать (точная компенсация) изменение плотности. Таким образом, внутривидовая конкуренция имеет тенденцию регулировать численность популяции; при этом чистая скорость роста популяции достигает наибольшего значения при промежуточных величинах плотности ниже предельной плотности насыщения; в результате кривая популяционного роста приобретает сигмоидную форму. Однако если в одних случаях (например, конкуренция на основе более быстрого роста среди прикрепленных организмов на скалистом побережье) такая внутривидовая конкуренция отчетливо выражена, то в других обнаружить ее чрезвычайно трудно. На организмы влияют не только конкуренты того же вида, но также хищники, паразиты и жертвы, конкуренты других видов и многие физические и химические факторы среды. Любой из них может перевешивать или мешать выявлению эффектов внутривидовой конкуренции. Кроме того, влияние этих факторов на некоторой стадии развития может понижать плотность до гораздо более низкого уровня, чем предельная плотность насыщения для всех последующих стадий. И тем не менее внутривидовая конкуренция, вероятно, влияет на популяцию большинства организмов, по меньшей мере в течение хотя бы одной из стадий их жизненного цикла.

6.5. Внутривидовая конкуренция и зависимый от плотности рост

Влияние конкуренции на рост и развитие унитарных организмов.— Модулярные организмы: закон постоянства конечного урожая.— Влияние конкуренции на рост и развитие модулярных организмов.— Конкуренция как регулятор численности.— Конкуренция по-разному влияет на рост и развитие различных частей растения.

Итак, внутривидовая конкуренция может оказывать сильное воздействие на численность особей в популяции; но столь же сильное воздействие она может оказывать и на самих особей. В популяциях обособленных организмов внутривидовая конкуренция обычно влияет на скорость роста и развития. Это обязательно приводит к зависимым от плотности изменениям в составе популяции. Например, на рис. 6.10, *А* и *Б* показаны два случая, когда в результате внутривидовой конкуренции изменилось размерное распределение в популяции. Это в свою очередь часто означает, что, хотя численность популяции под влиянием

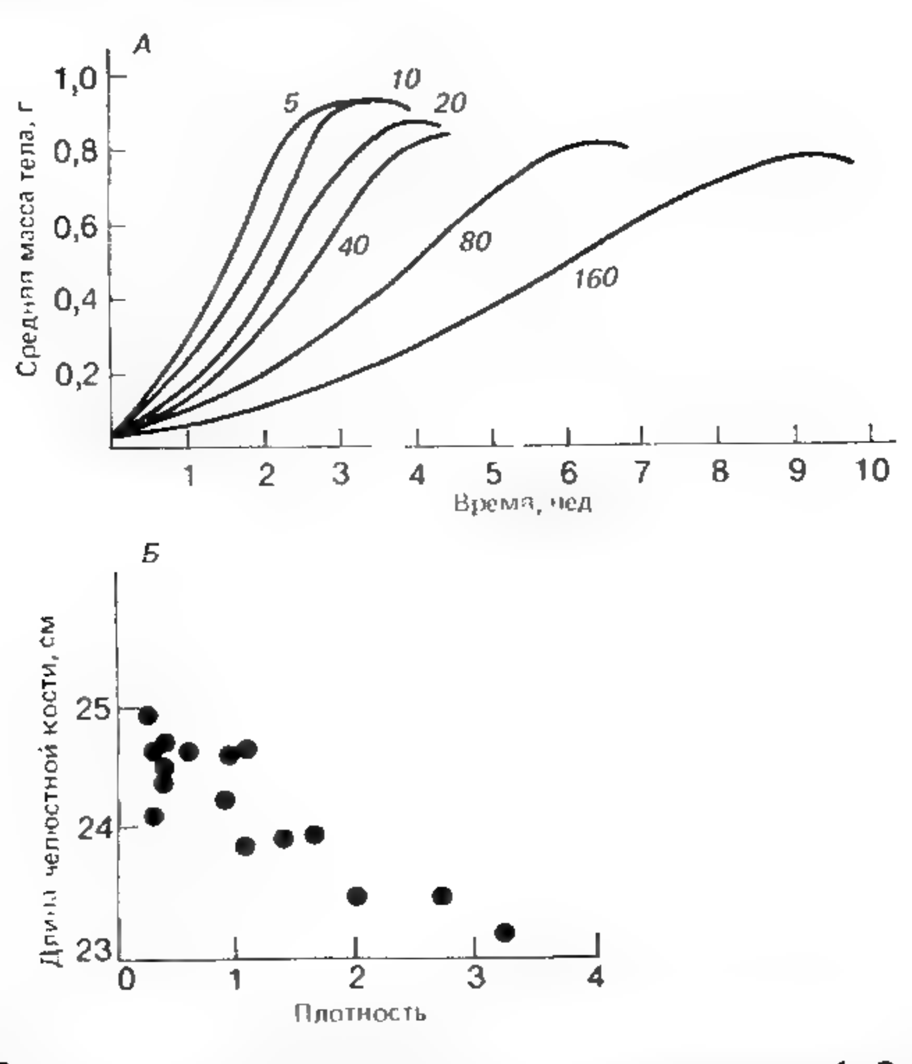
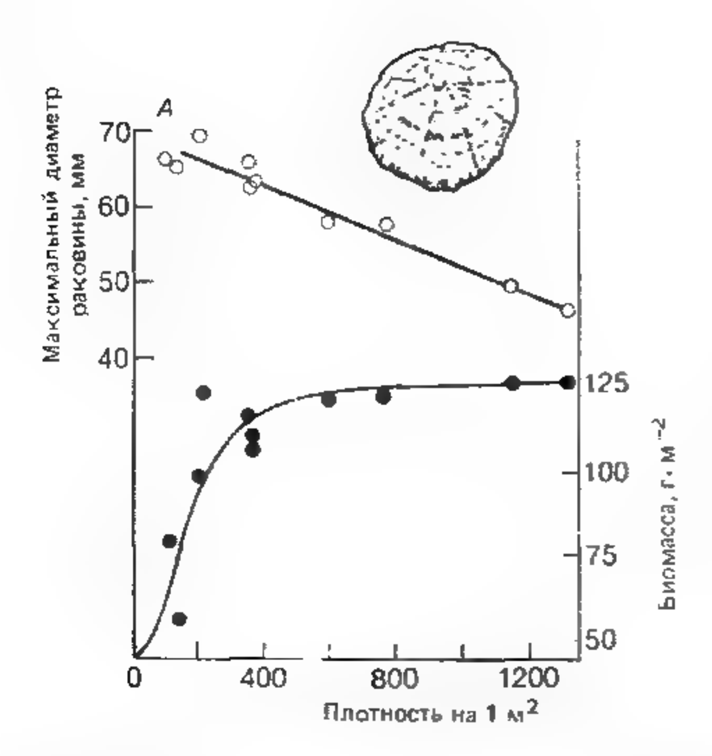


Рис. 6.10. Влияние плотности на скорость роста и размеры. *А*. Зависимая от плотности скорость роста лягушки *Rana tigrina*. Цифры рядом с кривыми обозначают число особей в 2-литровом аквариуме. (По Dash, Hota, 1980.) *Б*. Уменьшение средних размеров (длина челюстной кости) с ростом плотности популяции северного оленя. (По Skogland, 1983.)

внутривидовой конкуренции регулируется только приблизительно, общая биомасса регулируется гораздо более точно. Сформулированное положение проиллюстрировано на рис. 6.11, где приведены результаты изучения моллюска блюдечка (*Patella cochlear*) (Branch, 1975). В популяциях с низкой плотностью моллюски были относительно крупными, а в популяциях с высокой плотностью — относительно мелкими. Однако в целом общая биомасса сохранялась примерно одинаковой при всех значениях плотности, превышающих 400 особей на 1 м^2.

Такие эффекты особенно хорошо выражены у модулярных организмов. Одним из примеров может служить эксперимент, в котором семена клевера *Trifolium subterraneum* высевали при разной плотности (рис. 6.12, *А*) (Donald, 1951). По мере роста растений урожай (т. е. общая масса) на единицу площади увеличивался и при первом сборе (через 62 сут) почти полностью определялся плотностью посадки семян. Однако через 181 сут урожай уже не зависел от плотности посадки и оставался постоянным в широком диапазоне значений начальной плотности.



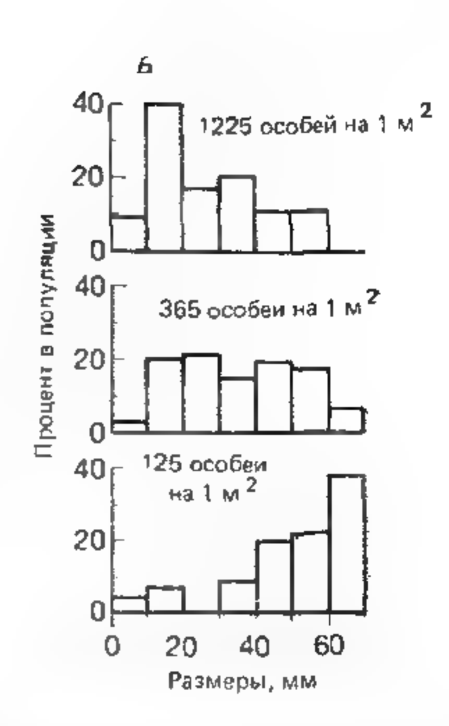


Рис. 6.11. Внутривидовая конкуренция и рост в популяциях блюдечка *Patella cochlear*. *А*. С ростом плотности размеры особей уменьшаются, что приводит к поддержанию общей биомассы популяции на постоянном уровне. *Б*. В популяциях с высокой плотностью много мелких и мало крупных особей; при низкой плотности популяция состоит из большого числа крупных и небольшого числа мелких особей. (По Branch, 1975.)

Такую зависимость действительно часто «открывали» экологи растений; она получила название *«закон постоянства конечного урожая»* (Kira et al., 1953). Урожай остается постоянным в широком диапазоне значений плотности, поскольку у растений наблюдается зависимое от плотности снижение скорости роста, в связи с чем размеры каждого растения уменьшаются. Кроме того, в подобных экспериментах уменьшение средней массы растения *точно компенсирует* увеличение плотности.

Урожай представляет собой плотность (d), умноженную на среднюю массу растения ($\overline{w}$). Таким образом, если величина урожая постоянна:

$$d \cdot \overline{w} = c,$$

то

$$\lg d + \lg \overline{w} = \lg c,$$

а

$$\lg \overline{w} = \lg c - 1 \cdot \lg d.$$

Следовательно, когда урожай с единицы площади не зависит от плотности (урожай $= c$), график зависимости логарифма средней массы от логарифма плотности должен иметь наклон, равный —1.

Данные эксперимента по изучению влияния плотности посадки на рост травянистого растения *Vulpia fasciculata* приведены на рис. 6.12, *Б*; из рисунка видно, что наклон кривой со

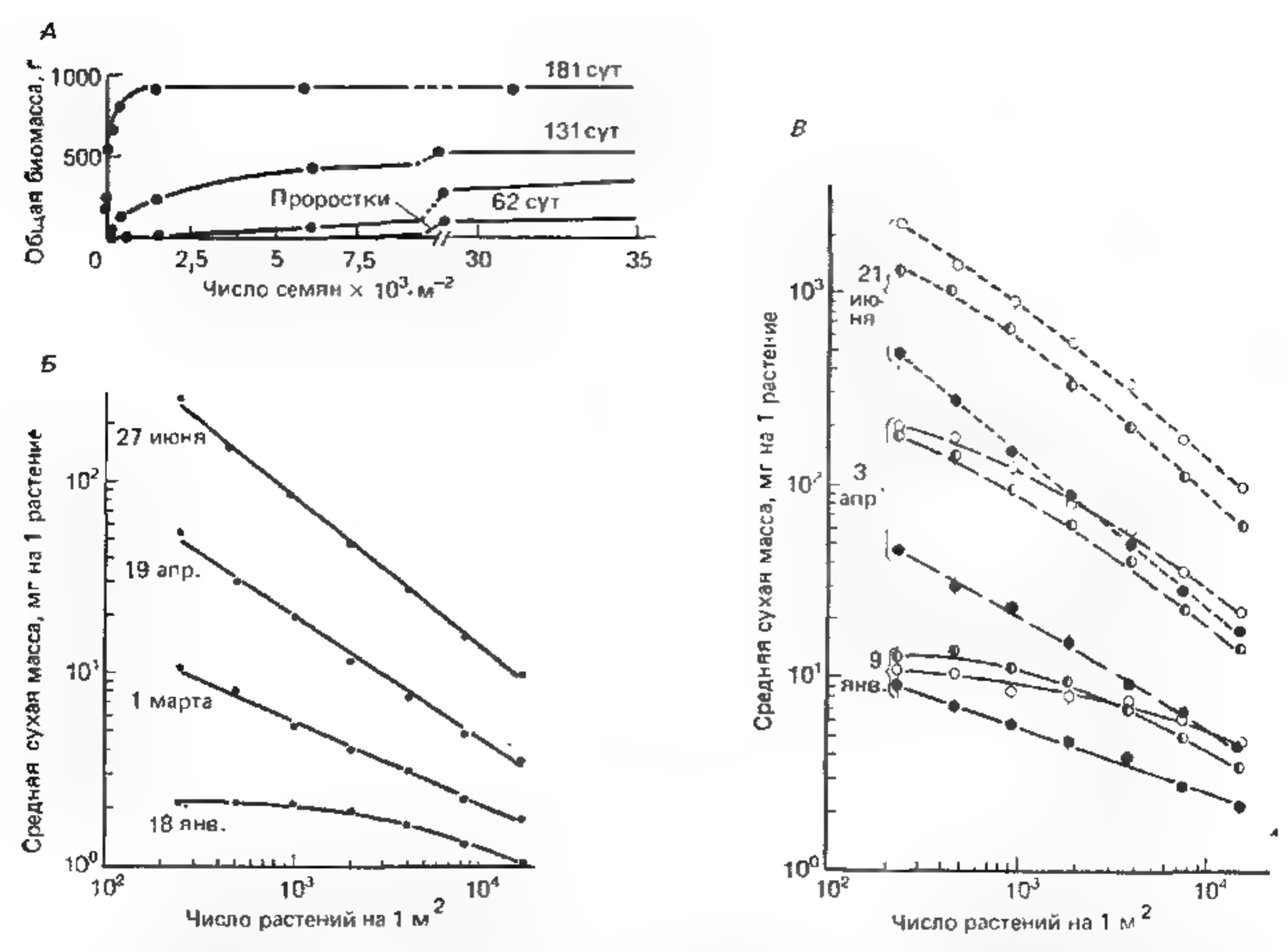


Рис. 6.12. Закон «постоянства конечного урожая» растений при разной плотности посадки. Этот закон можно проиллюстрировать либо горизонтальной линией на графике зависимости общей биомассы от плотности посадки, либо прямой с наклоном —1, связывающей логарифмы средней массы одного растения и плотности посадки (см. текст). *А*. Клевер подземный (*Trifolium subterraneum*) (Donald, 1951). *Б*, *В*. Однолетнее растение *Vulpia fasciculata*, произрастающее на песчаных дюнах. *Слева* показаны величины урожая при последовательных сборах; *справа*, кроме того, учтено влияние низкой (черные кружки), средней (наполовину закрашенные кружки) и высокой (белые кружки) концентрации азота в почве; вертикальными линиями показаны стандартные отклонения. (Watkinson, 1984.)

временем увеличивается и действительно достигает значения —1. Обратите внимание, что в этом случае, как и в эксперименте с клевером, масса отдельных растений при первом сборе урожая снижалась только при очень высоких значениях плотности. По мере того как растения увеличивались в размерах, они взаимодействовали друг с другом при все более низкой плотности.

Результаты этих экспериментов позволяют предположить, что доступные для роста растений ресурсы ограниченны и что при высокой плотности растения вынуждены делить их между собой. Если это действительно так, то мы могли бы ожидать ускорения роста и повышения урожая на единицу площади при обеспечении растений дополнительными ресурсами. Это предположение подкрепляется результатами эксперимента, в котором

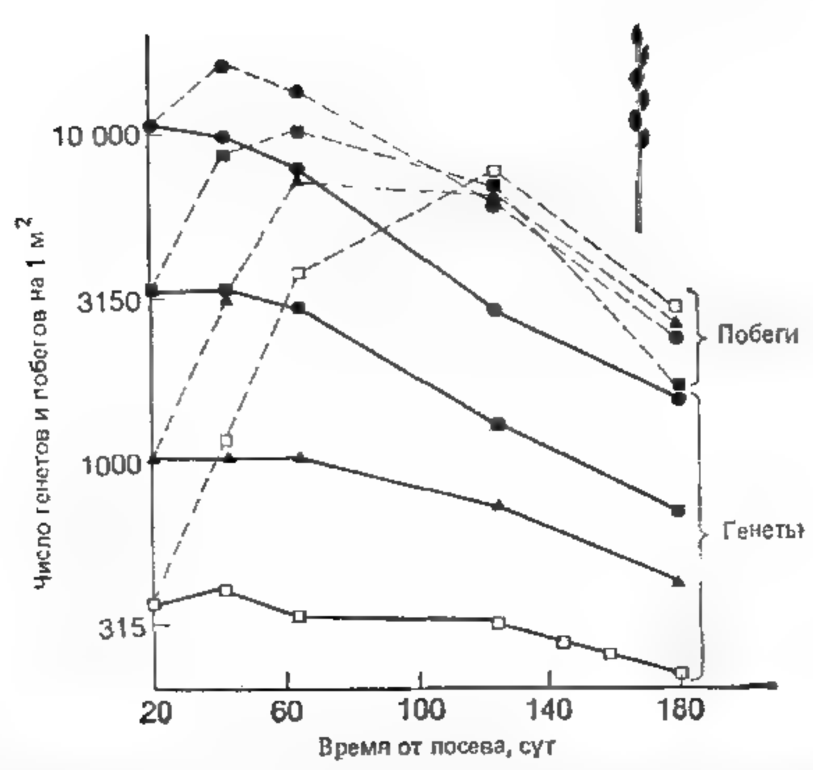


Рис. 6.13. В посевах плевела многолетнего (*Lolium perenne*) при разной плотности посадки различия в числе побегов в конце периода выращивания были гораздо меньше, чем в числе генетов. (Из Kays, Harper, 1974.)

посевы *Vulpia fasciculata* разной плотности подкармливались азотными удобрениями в трех концентрациях (рис. 6.12, *В*).

Постоянство конечного урожая в значительной степени является результатом модулярности растений. Более наглядно это показано на рис. 6.13, который иллюстрирует результаты экспериментов Кейса и Харпера (Kays, Harper, 1974), высевавших плевел многолетний (*Lolium perenne*) при разной плотности, крайние значения которой различались в 30 раз. Через 180 сут некоторые генеты погибли; но в результате зависимого от плотности модулярного роста диапазон значений конечной плотности для проростков был гораздо у́же, чем для сеянцев. Кроме того, у модулярных организмов регуляторные возможности внутривидовой конкуренции часто реализуются через влияние на число модулей, возникших из одного генета, а не на число самих генетов или оба этих механизма действуют одновременно.

Не следует, однако, думать, что растения при высокой плотности посадки представляют собой лишь уменьшенные копии тех особей, которые растут при низкой плотности, и отличаются от них только тем, что несут меньше модулей. Внутривидовая конкуренция влияет не только на скорость роста, но также на скорости развития и созревания, и, таким образом, она влияет на распределение биомассы *по разным частям* отдельного растения. На рис. 6.14 показан пример очень распространенного явления. При высокой плотности посадки растения кукурузы были не только мельче, но и давали пропорционально меньшую

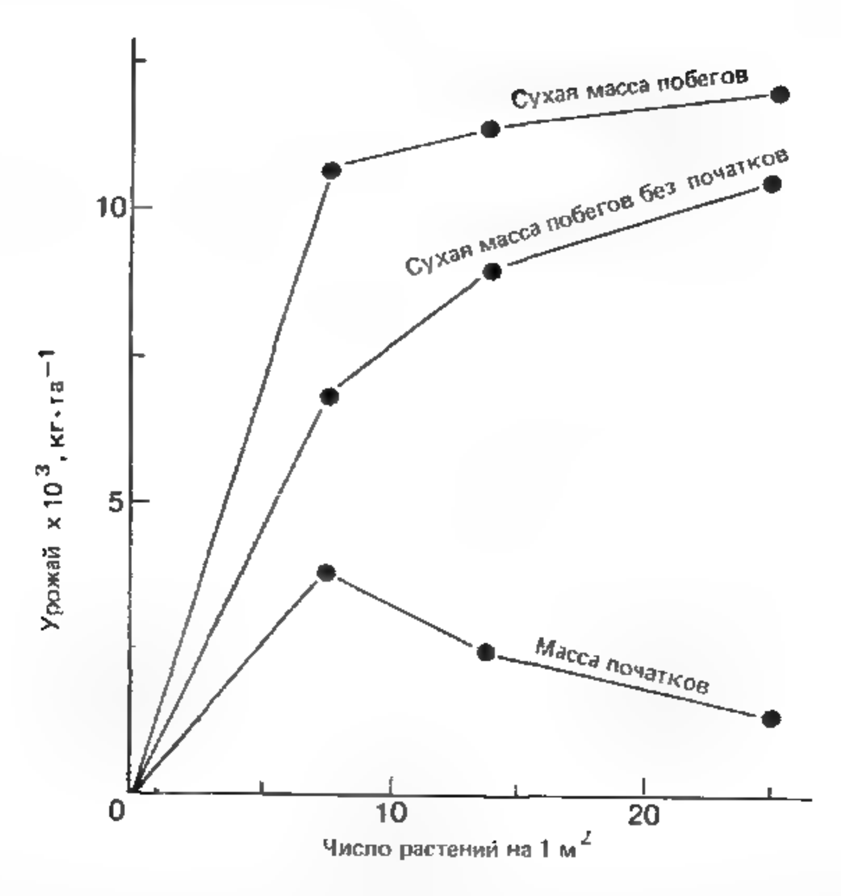


Рис. 6.14. Конкуренция в посевах кукурузы (*Zea mays*) гораздо сильнее влияет на продукцию семян (масса початков), чем на рост побегов. (Harper, 1961.)

массу зерен; в результате при более высоких значениях плотности выход семян с единицы площади снижался (Harper, 1961). В самом деле, во многих случаях (независимо от того, унитарные это организмы или модулярные), когда плодовитость зависит от плотности, последняя непосредственно влияет на скорость роста и на размеры организма, а уже эти параметры в свою очередь определяют плодовитость.

6.6. Количественная оценка внутривидовой конкуренции

Использование значения k для количественной оценки.— Построение графика зависимости k от логарифма плотности позволяет количественно оценить конкуренцию — «Состязательная» конкуренция и «подавительная» конкуренция.— Значение k можно использовать для оценки плодовитости и роста.

Каждая популяция в чем-то уникальна. И тем не менее, как мы уже видели, существуют общие закономерности в воздействии внутривидовой конкуренции, которые можно легко различить. В этом разделе мы будем дальше развивать общий подход к проблеме. Мы опишем метод, который можно использовать для того, чтобы суммировать влияния внутривидовой конкуренции на смертность, плодовитость и рост. В этом методе исполь-

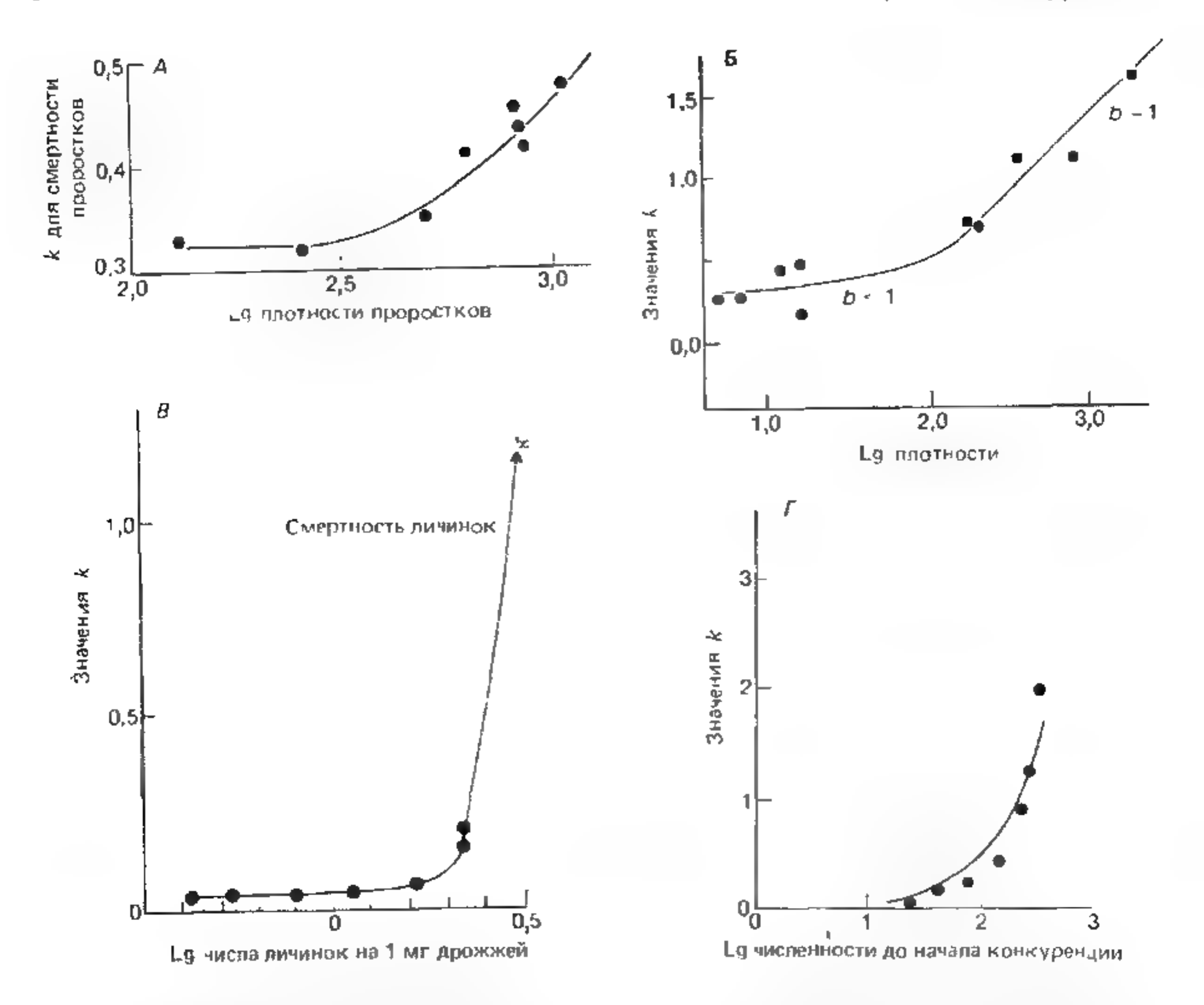


Рис. 6.15. Использование показателя k для характеристики, зависимой от плотности смертности. *А*. Гибель проростков однолетнего песчаного растения *Androsace septentrionalis* в Польше. (Symonides, 1979a.) *Б*. Гибель яиц и конкуренция между личинками огневки сухофруктовой *Ephestia cautella*. (Benson, 1973a.) *В*. Конкуренция среди личинок плодовой мухи *Drosophila melanogaster*. (Bakker, 1961.) *Г*. Смертность личинок огневки амбарной южной *Plodia interpunctella*. (Snyman, 1949.)

зуется величина k, которая обсуждалась в гл. 4. Вначале рассмотрим метод применительно к смертности, а затем расширим область его применения с тем, чтобы проанализировать плодовитость и рост.

Значение k можно определить из уравнения:

$$k = \lg \text{ (Начальная плотность)} - \lg \text{ (Конечная плотность)}$$

или

$$k = \lg \left(\frac{\text{Начальная плотность}}{\text{Конечная плотность}}\right).$$

В данном случае «начальную плотность» обозначим через B, это — «численность до воздействия внутривидовой конкуренции»; «конечную плотность» обозначим через A, это — «числен-

ность после воздействия внутривидовой конкуренции». Таким образом:

$$k = \lg B/A.$$

Обратите внимание, что k возрастает с увеличением смертности, т. е. по мере уменьшения доли выживших особей (A/B).

Некоторые примеры влияния внутривидовой конкуренции на смертность показаны на рис. 6.15, где представлены зависимость k от $\lg B$. В отдельных случаях при самых низких значениях плотности k становится константой. Это свидетельствует об отсутствии зависимости от плотности: доля выживших особей не зависит от начальной плотности. При более высоких значениях плотности k возрастает с ростом начальной плотности, что указывает на зависимость от плотности этого последнего параметра. Наиболее важно, однако, то, что форма связи k с логарифмом плотности точно указывает на характер зависимости от плотности. Например, на рис. 6.15, *А* и *Б* приведены случаи, когда при высоких значениях плотности смертность не полностью компенсирует (*А*) и точно компенсирует (*Б*) увеличение плотности. Точная компенсация на рис. 6.15, *Б* обнаруживается по наклону кривой (обозначен через b), который при этом принимает постоянное значение, равное 1. Неполная компенсация, которая имеет место на рис. 6.15, *А* при более низкой плотности и которую мы можем видеть на рис. 6.15, *А* даже при высоких значениях плотности, характеризуется тем, что величина b меньше 1.

Для сторонников математически более строгих выводов: точная компенсация означает, что A является константой. Наклон (b) задается отношением

$$b = \frac{k_2 - k_1}{\lg B_2 - \lg B_1} = \frac{\lg B_2 - \lg A - (\lg B_1 - \lg A)}{\lg B_2 - \lg B_1} = \frac{\lg B_2 - \lg B_1}{\lg B_2 - \lg B_1} = 1.$$

Точную компенсацию $b = 1$ часто связывают с *состязательной* (contest) конкуренцией в чистом виде, потому что в этом случае в ходе конкуренции остается постоянное число победителей (выживших особей). Этот термин был впервые предложен Николсоном (Nicholson, 1954b), противопоставлявшим его тому, что он называл *подавительной* (scramble) конкуренцией в чистом виде. Подавление в чистом виде представляет собой край-

нее выражение сверхкомпенсирующей зависимости от плотности, в случае которой все конкурирующие особи подвергаются столь неблагоприятным воздействиям, что ни одна из них не выживает, т. е. $A=0$. Примером, иллюстрирующим эту ситуацию, может служить зависимость, приведенная на рис. 6.15, *В*, где величина b близка к бесконечности (почти вертикальная линия). Более обычными, однако, являются примеры, в которых конкуренция *близка* к подавительной, т. е. имеет место значительная, но не полная сверхкомпенсация ($b \gg 1$). Такой случай показан на рис. 6.15, *Г*.

Построение графика зависимости k от $\lg B$ является, таким образом, информативным способом изображения влияния внутривидной конкуренции на смертность. Изменения в величине наклона (b) дают ясное представление о характере зависимых от плотности изменений плотности. Однако этот метод ценен еще и тем, что может быть использован для анализа плодовитости и роста.

При рассмотрении плодовитости B следует расценивать как «общее число потомков, которое *было бы* произведено в отсутствие внутривидовой конкуренции», т. е. если каждая способная к размножению особь дала бы столько же потомков, сколько она давала бы в условиях без конкуренции. В таком случае A — это общее число *действительно* появившихся потомков. (Практически B можно оценивать в популяции, испытывающей очень слабую конкуренцию — не обязательно в лишенной конкуренции). При рассмотрении роста B должно характеризовать общую биомассу или общее число модулей, которые появились бы, если бы все особи выросли в среде без конкуренции (а практически в среде с очень слабой конкуренцией). В этом случае A представляет собой общую биомассу или общее число действительно образованных модулей.

В рассмотренных случаях основную роль все еще играет сравнение состояний «до конкуренции» и «после конкуренции». Теперь, однако, «до» должно восприниматься как то, что было бы в отсутствие конкуренции, а «после» вполне соответствует тому, что произошло в действительности.

На рис. 6.16 и 6.17 показаны примеры, в которых показатель k использован для иллюстрации влияния внутривидовой конкуренции соответственно на плодовитость и рост. Графики по существу сходны с теми, что изображены на рис. 6.15. Каждая кривая занимает свое место в континууме между отсутствием зависимости от плотности и полным подавлением, и положение этих кривых в данном континууме вполне определенно. Использование показателя k позволяет количественно сравнивать все примеры внутривидовой конкуренции. Однако в случаях с плодовитостью и ростом понятия «подавление» и особенно «состязание» менее пригодны, и их обычно предпочитают анализи-

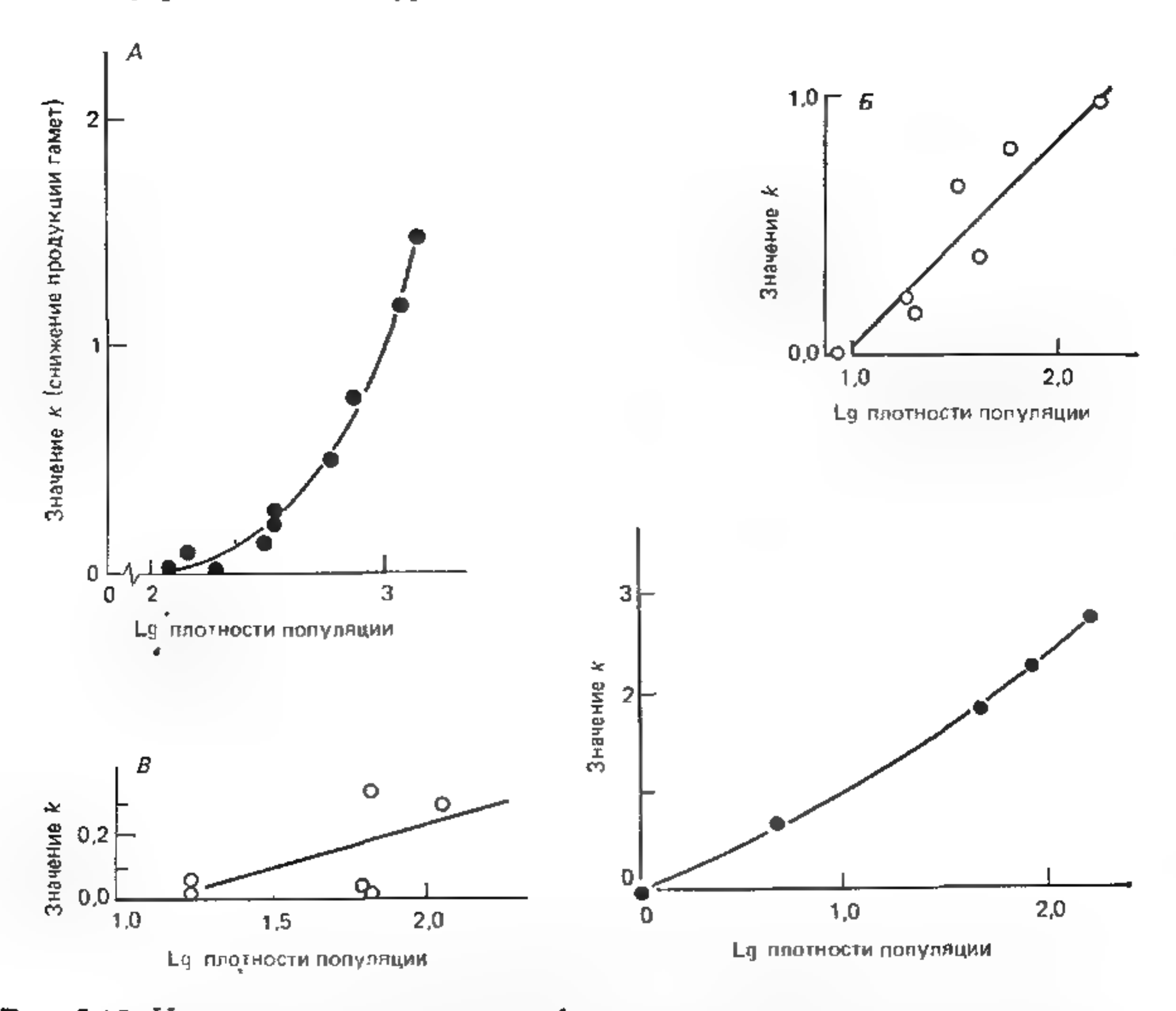


Рис. 6.16. Использование показателя *k* для описания зависимого от плотности снижения плодовитости вследствие конкуренции. *А*. Блюдечко *Patella cochlear* в Южной Африке. (Branch, 1975.) *Б*. Капустная муха *Erioischia brassicae*. (Benson, 1973b). *В*. *Leptoterna dolabrata* (McNeill, 1973.) *Г*. Подорожник *Plantago major*. (Palmblad, 1968.)

ровать, используя понятия точной компенсации, сверхкомпенсации и неполной компенсации.

6.7. Математические модели: введение

Потребность сформулировать общие правила в экологии часто находит свое выражение в построении математических или графических моделей. Может показаться удивительным, что те, кто интересуется живой природой, должны тратить время, воссоздавая ее в искусственной математической форме, однако существует несколько веских причин, которые заставляют этим заниматься. Во-первых, модели помогают выделить суть или по крайней мере объединить и выразить с помощью нескольких параметров важные разрозненные свойства большого числа уникальных примеров, что просто облегчает экологу анализ рассматриваемой проблемы или процесса. Во-вторых, и это связано с первой причиной, модели выступают в качестве «общего язы-

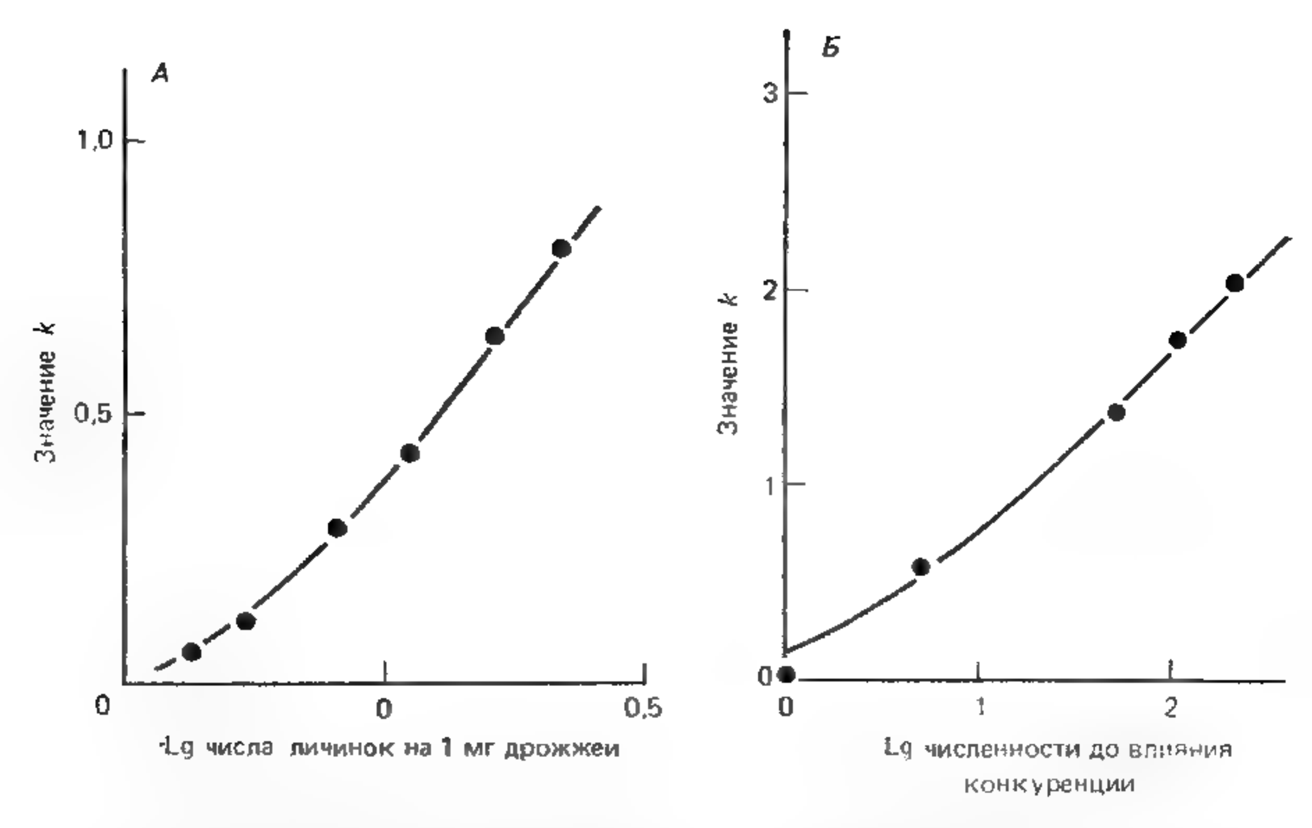


Рис. 6.17. Использование показателя *k* для описания зависимого от плотности замедления роста вследствие конкуренции. *А*. Снижение массы тела взрослых самок из-за конкуренции между личинками у *Drosophila melanogaster*. (Bakker, 1961.) *Б*. Снижение массы растения у пастушьей сумки (*Capsella bursa-pastoris*). (Palmblad, 1968.)

ка», с помощью которого может быть описано каждое уникальное явление; а если каждое такое явление можно описать на одном языке, то их *относительные* свойства становятся более понятными. В-третьих, и опять это связано с двумя первыми причинами, модель может служить образцом «идеального объекта» или идеализированного поведения, при сравнении с которым можно оценивать и измерять реальные объекты и процессы. И последняя, но не менее важная причина, которая заставляет создавать модели, заключается в том, что модели действительно могут пролить свет на реальный мир, столь несовершенными имитациями которого они являются. Каким образом это можно осуществить, станет ясно из изложенного ниже.

Эти четыре причины создания моделей являются также и критериями, по которым должна оцениваться любая модель. В самом деле, модель построена правильно только тогда, когда она *действительно* выполняет одну или более из этих четырех функций. Конечно, для того чтобы выполнять их, модель должна адекватно описывать реальные ситуации и получаемые ряды данных, и эта «пригодность для описания» или «способность имитировать» сама по себе является еще одним критерием, по которому можно оценивать модель. Решающим, однако, является понятие «адекватный»: модели должны быть *адекватны*

описываемым явлениям. Единственным совершенным описанием реального мира является реальный мир. Модель в конечном счете является адекватным описанием до тех пор, пока она удовлетворяет по крайней мере одному из четырех критериев.

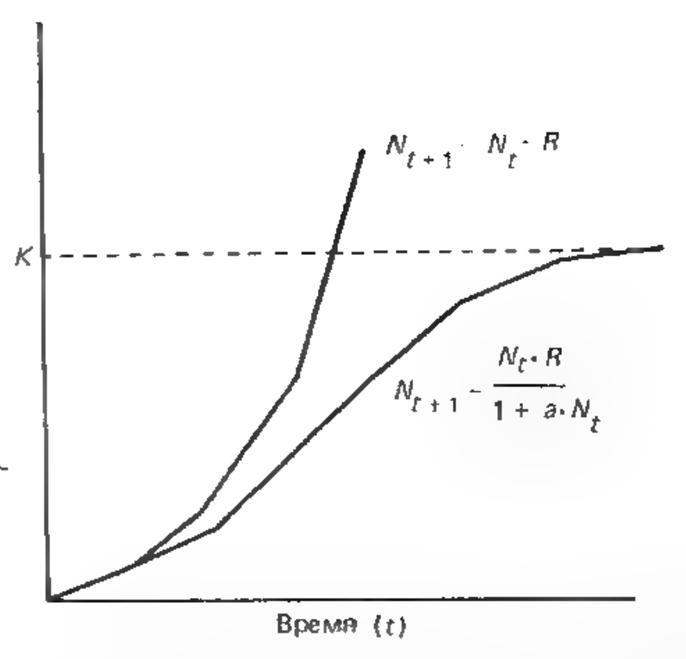


Рис. 6.18. Математические модели роста численности популяции с дискретными поколениями: экспоненциальный (*слева*) и сигмоидный рост (*справа*)

В данной главе будут приведены описания некоторых простых моделей внутривидовой конкуренции. Они будут построены на основе очень простых предположений, а затем будут исследованы их свойства (т. е. способность удовлетворять описанным выше критериям). Сначала мы рассмотрим модель для популяции с дискретными сезонами размножения, а затем модель, в которой размножение происходит непрерывно.

6.8. Модель популяции с дискретным размножением

6.8.1. Основные уравнения

Отсутствие конкуренции: экспоненциальное увеличение численности популяции.— Включение внутривидовой конкуренции. — Простая модель внутривидовой конкуренции.— Свойства простой модели.

В разд. 4.7 мы разработали простую модель для вида с дискретными периодами размножения, в которой численность популяции в момент времени t равна N_t и численность изменяется во времени согласно величине основной чистой скорости воспроизводства R. Эта модель может быть выражена двумя уравнениями:

$$N_{t+1} = N_t \cdot R \tag{6.1}$$

и

$$N_t = N_0 \cdot R^t. \tag{6.2}$$

Эта модель, однако, описывает популяцию, в которой отсутствует конкуренция и в которой R является константой; если $R > 1$, то численность популяции будет бесконечно увеличивать-

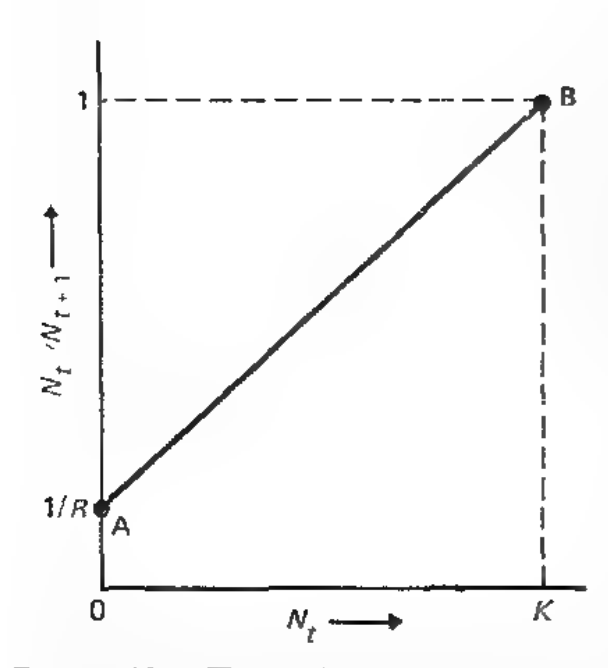


Рис. 6.19. Простейшая прямолинейная зависимость, в соответствии с которой с возрастанием плотности (N_t) может увеличиваться величина, обратная показателю роста генерации (N_t/N_{t+1}). Подробнее см. в тексте

ся («экспоненциальный рост», показанный на рис. 6.18). Следовательно, в первую очередь необходимо изменить уравнения таким образом чтобы чистая скорость воспроизводства зависела от внутривидовой конкуренции. Это сделано на рис. 6.19, где содержатся три компонента.

Точка А отражает ситуацию, в которой численность популяции очень мала (N_t фактически близко к нулю). Конкуренция при этом практически отсутствует, и фактическую чистую скорость воспроизводства вполне можно описывать параметром R в его первоначальном виде. Следовательно, при таких низких величинах плотности уравнение (6.1) все еще вполне пригодно. В преобразованном виде оно выглядит так:

$$\frac{N_t}{N_{t+1}} = \frac{1}{R}.$$

Точка В, напротив, отражает ситуацию, в которой численность популяции (N_t) гораздо выше и где в значительной степени существует внутривидовая конкуренция. В самом деле, в точке В фактическая чистая скорость воспроизводства в результате конкуренции настолько снижена, что популяция в целом может не более, чем восстанавливать в каждом поколении свою численность, потому что количество родившихся особей уравновешивается количеством погибших. Другими словами, N_{t+1} в точности соответствует N_t и N_t/N_{t+1} равно 1, а численность популяции, при которой имеет место это соотношение, называется предельной плотностью насыщения K (рис. 6.5).

Третьим компонентом на рис. 6.19 является прямая линия, соединяющая точку А с точкой В и продолжающаяся за нее. Она описывает прогрессирующее изменение фактической чистой скорости воспроизводства с ростом численности популяции, но ее прямолинейность является не более чем предположением, сделанным ради удобства, поскольку все прямые линии описываются просто как $y = \text{наклон} \cdot x + (\text{ордината точки пересечения})$. На рис. 6.19 N_t/N_{t+1} отложено по оси y, N_t — по оси x, ордината точки пересечения равна $1/R$, а наклон (угловой ко-

эффициент) на отрезке между точками A и B равен $(1-1/R)/K$.
Таким образом:

$$\frac{N_t}{N_{t+1}}=\frac{1-\frac{1}{R}}{K}\cdot N_t+\frac{1}{R}$$

или после преобразования:

$$N_{t+1}=\frac{N_t\cdot R}{1+\frac{(R-1)\cdot N_t}{K}}.$$

Упрощая выражение, $(R-1)/K$ обозначим через a и получим:

$$N_{t+1}=\frac{N_t\cdot R}{(1+a\cdot N_t)}. \tag{6.3}$$

Это уравнение представляет собой модель роста популяции, ограниченного внутривидовой конкуренцией. Суть этой модели в том, что нереалистичная константа R в уравнении (6.1) заменена на фактическую чистую скорость воспроизводства, $R/(1+a\cdot N_t)$, которая уменьшается по мере роста численности популяции (N_t).

Свойства приведенной выше модели можно понять, обратившись к рис. 6.19 (на основе которого модель получена) и рис. 6.18 (на котором показан рост гипотетической популяции во времени в соответствии с моделью). Численность популяции на рис. 6.18 при очень низких значениях N_t растет экспоненциально, но с увеличением численности скорость роста все более снижается, до тех пор пока численность не достигнет предельной плотности насыщения и скорость будет равна нулю; в результате получается S-образная или сигмоидная кривая. Такой результат представляется реалистичным, но при этом следует иметь в виду, что существует много других моделей, которые также дают подобную кривую. Преимущество уравнения (6.3) в его простоте. Для того чтобы лучше понять поведение модели вблизи точки, соответствующей предельной плотности насыщения, обратимся к рис. 6.19. При численности, меньшей K, популяция будет расти; при численности, большей K, популяция будет уменьшаться, а при численности, равной K, — оставаться на постоянном уровне. Таким образом, предельная плотность насыщения характеризует положение устойчивого равновесия популяции, а модель отражает регуляторные свойства, которые считаются присущими внутривидовой конкуренции.

Остается, однако, неясным, какой конкретно тип или диапазон конкурентных взаимодействий в состоянии описывать эта модель. Данный вопрос можно исследовать, рассматривая связь

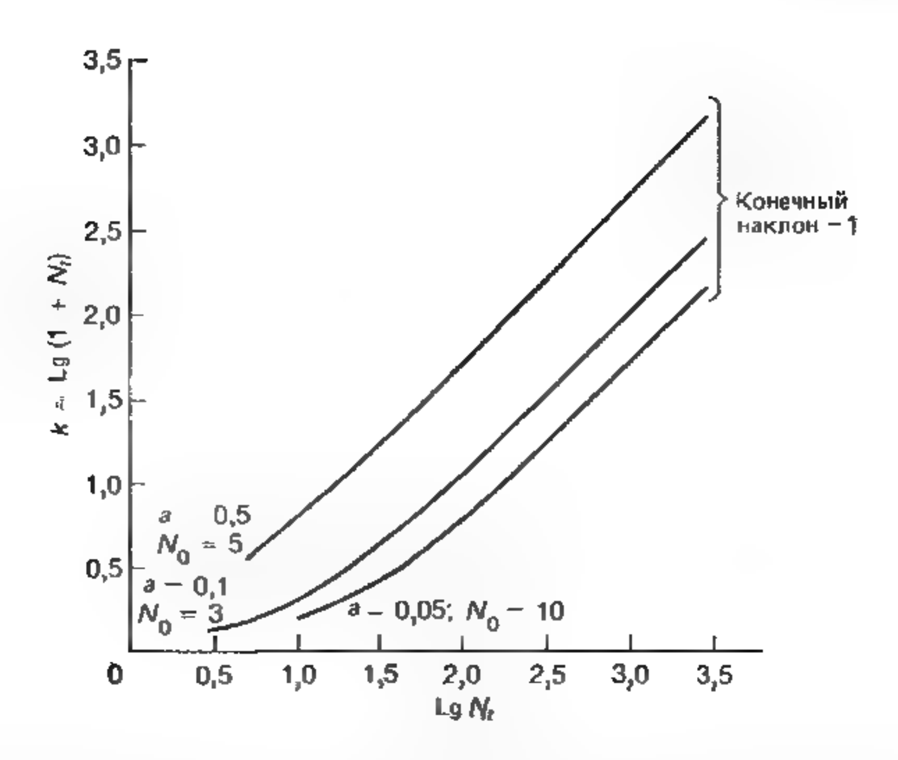


Рис. 6.20. Внутривидовая конкуренция, выраженная уравнением 6.3. Независимо от начальной плотности N_0 или константы $a=(R-1)/K$ наклон линии, связывающей k с $\lg N_t$, становится равным 1 (точная компенсация)

между показателем k и $\lg N_t$ (как в разд. 6.6). В каждом поколении *потенциально* возможное число потомков (т. е. число, которое могло бы появиться в отсутствие конкуренции) равно $N_t \cdot R$. Фактическое число произведенных особей (т. е. число особей, которое выживает в конкурентной борьбе) равно $N_t \cdot R/(1+a \cdot N_t)$. В разд. 6.6 принято, что

$$k=\lg \text{ (число рожденных)} - \lg \text{ (число выживших особей)}.$$

Таким образом, в рассматриваемом случае

$$k=\lg N_t \cdot R - \lg N_t \cdot R/(1+a \cdot N_t),$$

или, после упрощения,

$$k=\lg(1+a \cdot N_t).$$

На рис. 6.20 приведено несколько кривых зависимости k от $\lg N_t$ при разных значениях a, введенных в модель. Во всех случаях наклон кривой достигает 1 и затем не меняется. Другими словами, зависимость от плотности всегда начинается с неполной компенсации, а затем при более высоких значениях N_t наблюдается точная компенсация. Таким образом, модель ограничена типом конкуренции, который она имитирует, и пока мы можем сказать только то, что *такой тип* конкуренции приводит к строго контролируемой регуляции численности популяций.

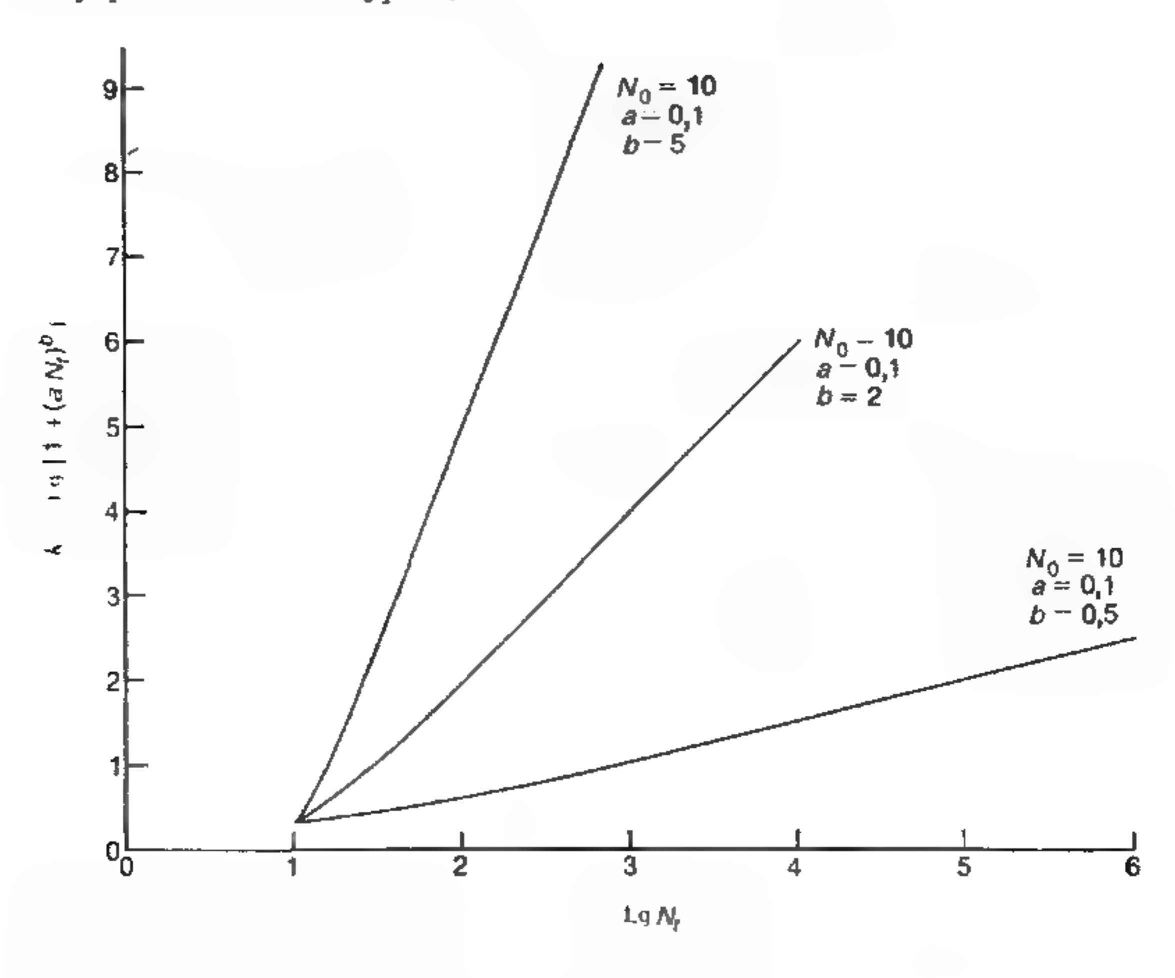


Рис. 6.21. Внутривидовая конкуренция, выраженная уравнением 6.4. Конечный наклон определяется значением b в этом уравнении.

6.8.2. Модель, учитывающая интенсивность конкуренции

К счастью, после несложного изменения в уравнении 6.3 может быть получена гораздо более общая модель. Эта модификация первоначально была предложена Мэйнардом Смитом и Слаткином (Maynard Smith, Slatkin, 1973) и подробно обсуждалась Беллоузом (Bellows, 1981). Уравнение принимает следующий вид:

$$N_{t+1} = \frac{N_t \cdot R}{1 + (a \cdot N_t)^b}. \quad (6.4)$$

Основания для сделанного в модели изменения станут более понятны при исследовании некоторых ее свойств. Например, на рис. 6.21 показаны графики зависимости k от $\lg N_t$, аналогичные тем, которые изображены на рис. 6.20; только k теперь равно $\lg[1 + (a \cdot N_t)^b]$. Очевидно, что наклон кривой в отличие от предыдущего случая, где он приближался к 1, теперь будет приближаться к значению, заданному показателем b в уравнении 6.4. Таким образом, при соответствующих значениях b модель может описывать неполную компенсацию ($b<1$), точную компенсацию ($b=1$), сверхкомпенсацию ($b \gg 1$) или даже отсутствие зависимости от плотности ($b=0$). Общность данной

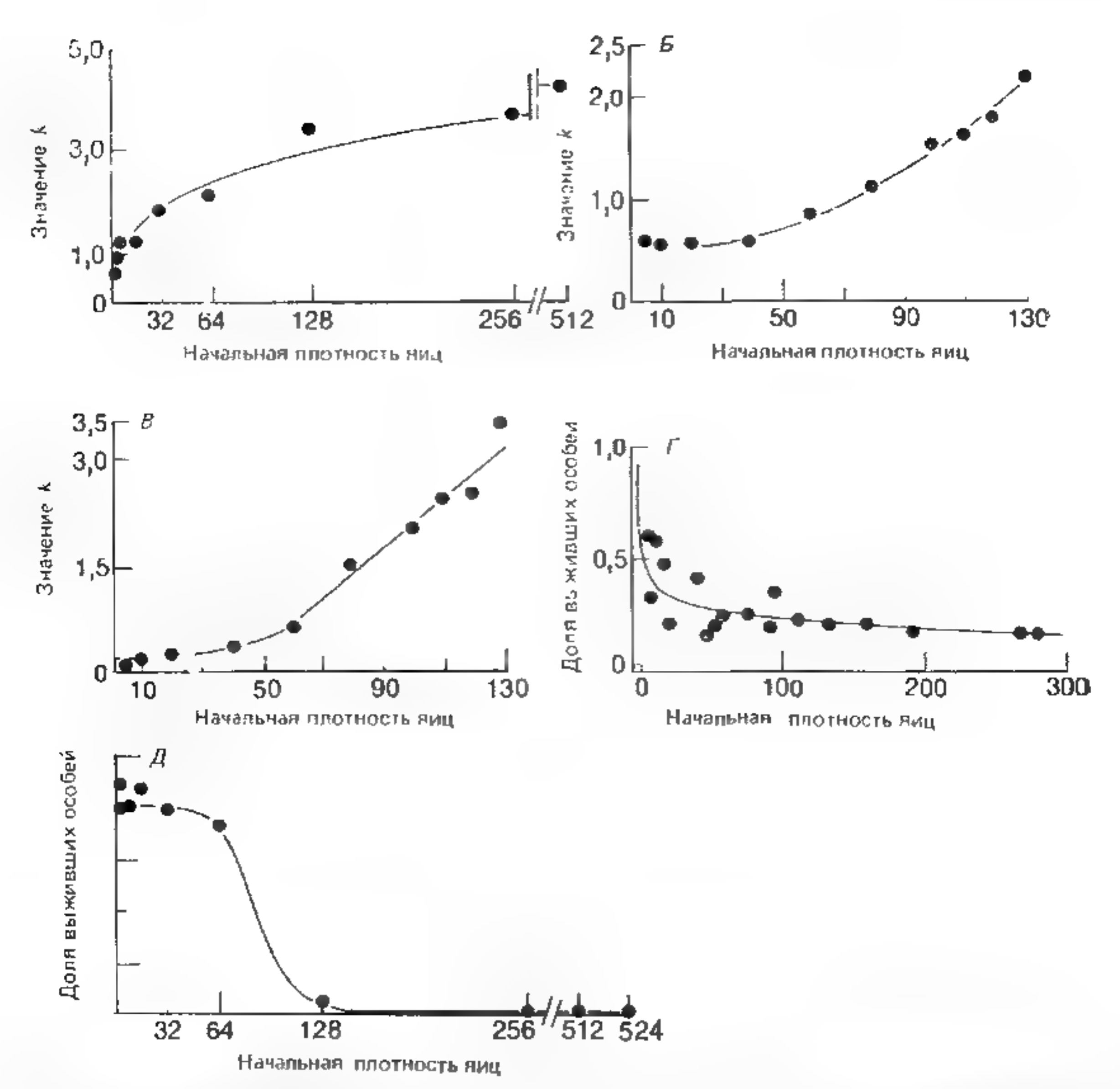


Рис. 6.22. Аппроксимация данных по зависимой от плотности смертности (линии) с помощью уравнения 6.4 (точки). *А*. Популяция жука *Stegobium panaceum* в лаборатории. *Б*. Популяция жука *Tribolium confusum* в лаборатории. *В*. Популяция жука *Tribolium castaneum* в лаборатории. *Г*. Популяция пяденицы зимней *Operophtera brumata* в природных условиях. (Varley, Gradwell, 1968.) *Д*. Популяция жука *Lasioderma serricorne* в лаборатории. (По Bellows, 1981.)

модели в отличие от уравнения 6.3 обусловлена введением в модель показателя b, который определяет тип зависимости от плотности.

6.8.3. Описательные возможности модели

Модель обеспечивает хорошее описание реальных данных и предоставляет в наше распоряжение общий язык.

Еще одно свидетельство описательных возможностей и общности уравнения 6.4 приведено на рис. 6.22, *А—Д*. Каждый график на этом рисунке представляет собой серию данных полевых или лабораторных наблюдений (точки), к которой в соответст-

вии с уравнением на компьютере была подобрана кривая; компьютерная программа подбирала такую комбинацию значений a, b и R, которая давала кривую, наиболее близко лежащую к точкам. Уравнение 6.4 вполне может служить моделью ситуаций, в которых k с ростом плотности популяции стремится выйти на плато (рис. 6.22, *А*), а также ситуаций, в которых наблюдается постоянное увеличение значений (рис. 6.22, *Б* и *В*); оно может имитировать ситуации, в которых доля выживающих особей монотонно убывает с ростом плотности (рис. 6.22, *Г*), а также ситуации, в которых эта доля остается примерно постоянной при низких значениях плотности, затем резко падает и после этого снова выходит на постоянный уровень при высокой плотности (рис. 6.22, *Д*).

Описательные возможности уравнения 6.4 вполне очевидны, и это его свойство желательно для любой модели. Кроме того, свойства уравнения могут быть использованы для классификации огромного разнообразия зависимых от плотности выявленных взаимоотношений. Из рис. 6.22 видно, что данные наблюдений в широком диапазоне могут быть хорошо аппроксимированы путем подбора значений трех переменных модели: a, b и R. Таким образом, набор этих величин становится общим языком, который может быть использован для сравнения и противопоставления сильно различающихся ситуаций. Преимущества такой возможности не следует недооценивать. Наборы экологических данных получают при изучении самых разнообразных организмов в самых разнообразных условиях; прогресс в этой области возможен только в том случае, если связь между каждым конкретным набором данных и всеми остальными наборами может быть выражена ясно и просто. Не имея такого общего языка, экологи могли бы, например, только указать на различия общего характера, которые существуют между кривыми на рис. 6.22, *А* и *Б*, и на то, что рис. 6.22, *Б* и *В* в целом сходны. Но, поскольку этот язык существует, каждая зависимость может быть точно описана тремя числами, что позволяет на фоне общего разнообразия выявить конкретные закономерности.

6.8.4. Причины колебаний численности популяций

Модель свидетельствует о том, что внутривидовая конкуренция может привести к самым различным колебаниям численности популяции. — Запаздывание по времени, предшествующее изменению численности.

Еще одним положительным качеством, которое, так же как и другим хорошим моделям, свойственно уравнению 6.4, является его способность освещать новые стороны реального мира.

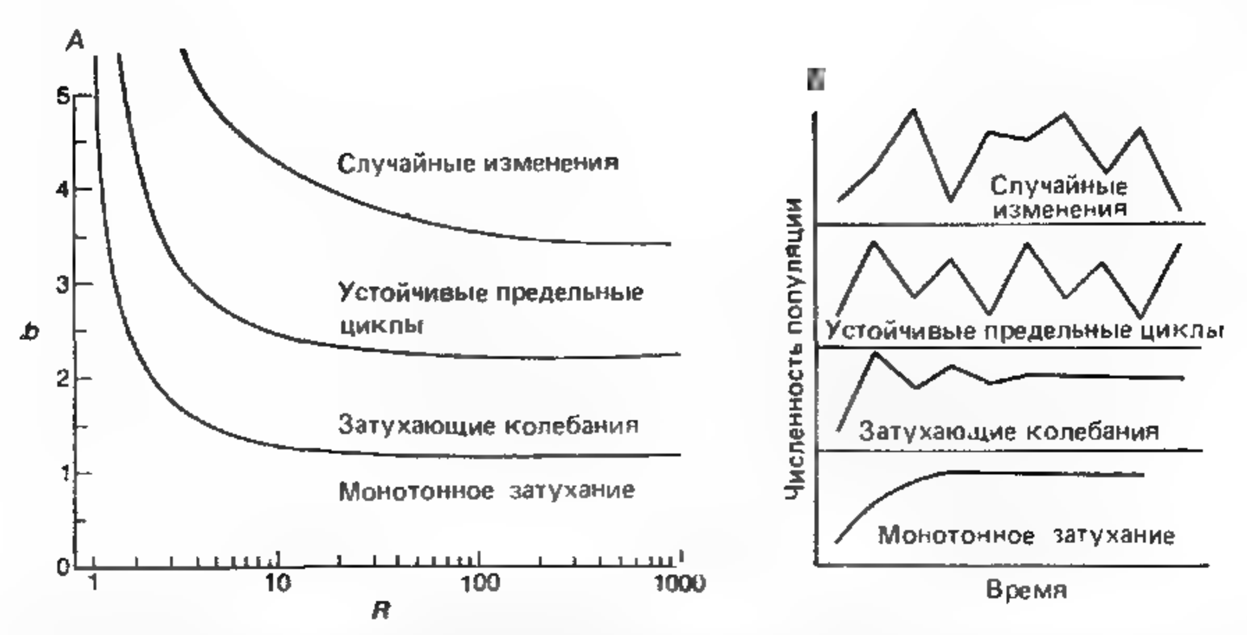


Рис. 6.23. *А*. Различные варианты динамики численности популяции (показаны на рис. *Б*), полученные с помощью уравнения 6.4 при разном сочетании параметров *b* и *R*. Разделение устойчивых предельных циклов и случайных изменений является приблизительным. (По May, 1975a и Bellows, 1981.)

Путем анализа кривых динамики популяций, полученных с помощью уравнения, можно прийти к предварительным выводам относительно динамики природных популяций Метод, с помощью которого могут быть исследованы это и подобные ему уравнения, был изложен и обсуждался Мэем (May, 1975a). Этот метод предполагает использование весьма сложного математического аппарата, но результаты анализа можно понять и оценить, не вникая в его подробности. Полученные зависимости показаны на рис. 6.23, *А* и *Б*. На рис. 6.23, *А* приведены различные примеры динамики и роста популяций, которые могут быть получены с помощью уравнения 6.4. Рис. 6.23. *Б* иллюстрирует условия, при которых каждый из приведенных примеров имеет место. Подчеркнем следующие обстоятельства. В первую очередь отметим, что характер динамики зависит от двух параметров: *b*, характеризующего тип конкуренции и зависимость от плотности, и *R* — фактической чистой скорости воспроизводства (с учетом независимой от плотности смертности). Коэффициент *a*, напротив, определяет не характер, а только уровень, относительно которого совершаются какие-либо колебания.

Как видно из рис. 6.23, *Б*, низкие значение *b* и (или) *R* приводят к тому, что популяции достигают своей равновесной численности при отсутствии колебаний. Это в какой-то степени было показано на рис. 6.18, где численность популяции, растущая в соответствии с уравнением 6.3, монотонно достигает состояния равновесия независимо от параметра *R*. Уравнение 6.3 представляет собой частный случай уравнения 6.4, в котором $b=1$ (точная компенсация). Рис. 6.23, *Б* подтверждает то, что при $b=1$ независимо от фактической чистой скорости воспроиз-

водства закономерно происходит монотонное замедление скорости роста популяции.

По мере увеличения значений b и(или) R численность популяции сначала демонстрирует затухающие колебания, постепенно приводящие к равновесному состоянию, а затем к «устойчивым предельным циклам», в соответствии с которыми популяция колеблется около состояния равновесия, неоднократно проходя при этом через те же самые две, четыре или даже большее число точек. И наконец, при самых высоких значениях b и R колебания численности популяции имеют полностью нерегулярный и хаотический характер.

Таким образом, модель, в основу которой положен зависимый от плотности процесс (внутривидовая конкуренция), предположительно обладающий регуляторными свойствами, может давать широкое разнообразие типов динамики популяции. Если модельная популяция имеет даже относительно невысокую основную чистую скорость размножения (а особь, оставляющая в следующем поколении $100(=R)$ потомков при условии отсутствия конкуренции — явление вполне возможное) и если ее зависимая от плотности реакция приводит даже к небольшой сверхкомпенсации, то численность популяции *будет далека от стабильного уровня* и может колебаться в широких пределах без воздействия какого-либо внешнего фактора. Биологическое значение этого результата состоит в следующем: он позволяет не без веских оснований предположить возможность возникновения в совершенно постоянной и предсказуемой среде значительных и даже хаотических колебаний численности, связанных только с *внутренними* свойствами самой популяции и составляющих ее особей. Очевидно, что последствия внутривидовой конкуренции не ограничены только «строго контролируемой регуляцией».

Дополнительный анализ свойств модели может быть проведен с использованием в качестве отправной точки более простого уравнения 6.3. В этом уравнении (и в более общем уравнении 6.4) до сих пор подразумевалось, что популяции реагируют на изменение собственной плотности мгновенно, т. е. скорость размножения популяции в целом отражает ее численность в *данный момент времени*. Предположим теперь, что скорость размножения определяется количеством доступного ресурса, но это количество определяется плотностью организмов в *предшествующий период времени*. (Простым, но приемлемым примером может служить количество травы в поле весной, которое зависит от интенсивности выедания ее в предшествующий год.) В таком случае и сама скорость размножения будет зависеть от плотности популяции в предшествующий период времени. Итак, поскольку в уравнениях 6.1, 6.3 и 6.4

$$N_{t+1}=N_t\times\text{Скорость размножения},$$

уравнение 6.3 принимает следующий вид:

$$N_{t+1}=\frac{N_t\cdot R}{1+a\cdot N_{t-1}}, \qquad (6.5)$$

т. е. для реакции популяции на собственную плотность характерен *лаг-период* (запаздывание по времени) обусловленный лаг-периодом в изменении количества ресурса; поведение видоизмененной модели будет выглядеть следующим образом:

$R<1{,}33$: монотонное замедление роста численности;

$R>1{,}33$: затухающие колебания.

По сравнению с этим результатом первоначальное уравнение без запаздывания дает монотонное замедление роста численности при всех значениях R. Запаздывание по времени приводит к колебаниям численности в модели и, как можно предположить, оказывает сходное дестабилизирующее влияние на реальные популяции (см. также разд. 10.2.2).

Из настоящего раздела следует сделать два важных вывода. Первый заключается в том, что запаздывание по времени, высокая скорость размножения и сверхкомпенсация при существовании зависимости от плотности в состоянии (по отдельности или совместно) вызвать все типы колебаний плотности популяций без участия каких-либо внешних причин. Второй, не менее важный вывод состоит в том, что этот результат получен путем анализа математических моделей.

6.9. Непрерывное размножение: логистическое уравнение

Врожденная скорость естественного роста популяции: r.— Логистическое уравнение.

Модель, которая была получена и обсуждалась в предыдущем разделе, применима к популяциям, имеющим дискретные периоды размножения, и, следовательно, может быть выражена с помощью уравнений, параметры которых изменяются с дискретным шагом, т. е. «конечно-разностными уравнениями». Однако такие модели непригодны для популяций, в которых рождение и гибель происходят непрерывно. К таким популяциям лучше всего применимы модели непрерывного роста или «дифференциальные» уравнения, которые будут рассмотрены ниже.

Чистая скорость роста такой популяции обозначается как dN/dt (произносится «дэ эн по дэ тэ»). Это выражение представляет собой «скорость», с которой численность популяции N растет во времени t. В этом росте будет принимать участие

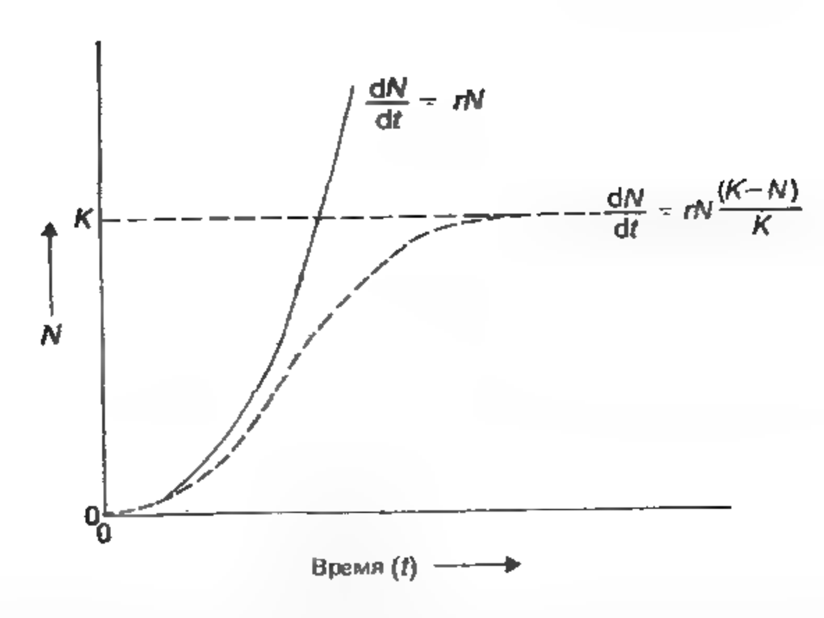


Рис. 6.24. Экспоненциальное и S-образное увеличение плотности (N) во времени в моделях с непрерывным размножением. S-образный рост описывается логистическим уравнением

каждая особь популяции. В самом деле увеличение численности популяции можно рассматривать как сумму вкладов в этот процесс всех составляющих ее особей. Таким образом, средняя скорость увеличения численности в расчете на одну особь или «удельная скорость роста численности» определяется выражением $dN/dt \cdot 1/N$. Но, как мы уже видели в разд. 4.7, это выражение в отсутствие конкуренции обозначает «мгновенную удельную скорость роста», r. Следовательно,

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = r$$

и

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N. \qquad (6.6)$$

Популяция, растущая в соответствии с уравнением 6.6 при $r>0$ показана на рис. 6.24. Не удивительно, что при этом происходит неограниченный «экспоненциальный» рост. Фактически уравнение 6.6 представляет собой непрерывную форму экспоненциального конечно-разностного уравнения 6.2. Действительно, как обсуждалось в разд. 4.7, r просто является $\log eR$. (Математически подготовленным читателям видно, что уравнение 6.6 может быть получено путем дифференцирования уравнения 6.2.) Очевидно, что R и r являются мерами для одного и того же процесса: «рождение плюс выживание» или «рождение минус гибель»; различие между R и r представляет собой просто изменение единицы измерения.

Для большей реалистичности в уравнении 6.6 должна быть учтена внутривидовая конкуренция. Проще всего это можно

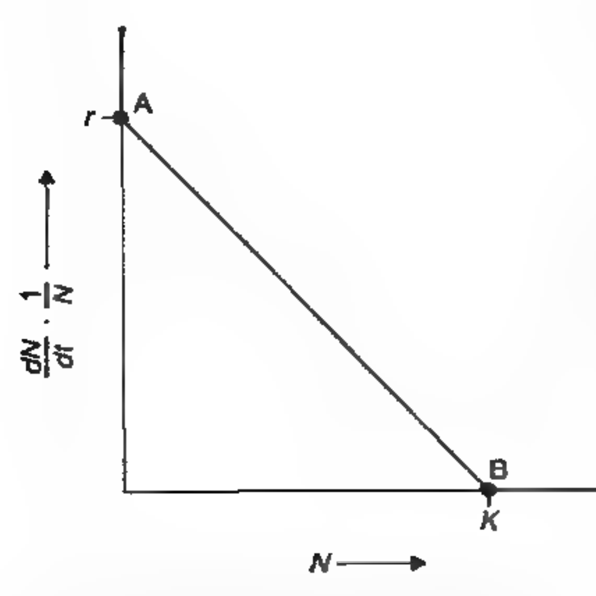


Рис. 6.25. Простейшая прямолинейная зависимость, иллюстрирующая снижение удельной скорости роста ($dN/dt \cdot 1/N$) в связи с увеличением плотности (N). В тексте приводится более подробное обсуждение

сделать с помощью метода, показанного на рис. 6.25, который в точности соответствует методу, использованному на рис. 6.19. Когда N близка к нулю, конкуренция не влияет на чистую удельную скорость роста численности популяции. Следовательно, скорость роста все еще определяется величиной r (точка А). Когда N возрастает и достигает K (предельной плотности насыщения), удельная и чистая скорость роста популяции снижается до нуля (точка В). Как и ранее, предполагается, что в интервале между точками **А** и В зависимость прямолинейна. Таким образом,

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = \frac{-r}{K} \cdot N + r,$$

или

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right),$$

и

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \,\frac{(K-N)}{K}. \qquad (6.7)$$

Это выражение известно как *логистическое уравнение* (термин введен Ферхюльстом в 1838 г.), а рост численности популяции в соответствии с этим уравнением показан на рис. 6.24.

Логистическое уравнение представляет собой эквивалент уравнения 6.3, выраженный в дифференциальной форме, и, следовательно, оно обладает всеми преимуществами уравнения 6.3 и всеми его недостатками. Оно дает сигмоидную кривую роста численности, которая достигает стабильной предельной плотности насыщения, но это только одно из многих приемлемых уравнений, дающих тот же результат. Главное достоинство логистического уравнения заключается в его простоте. Однако если в уравнение 6.3 можно было включить ряд значений интенсивности конкуренции, то с логистическим уравнением это сделать совсем не просто. Логистическое уравнение, таким образом, может служить лишь моделью динамики с точно компенсирующей зависимостью от плотности. Тем не менее, не-

смотря на эти ограничения, логистическое уравнение будет существенной составной частью моделей в гл. 7 и 10, а в прошлом оно играло центральную роль в развитии экологии.

6.10. Индивидуальные различия: асимметричная конкуренция

Конкуренция может привести к асимметричному распределению по массе внутри популяции. — Индивидуальные различия у растений усиливаются в результате раннего «захвата» пространства. — Конкурентная асимметрия может проявиться и другим путем. — Асимметрия между возрастными классами и стадиями. — Асимметрия усиливает регуляторные возможности конкуренции. — Асимметрия может нарушать скошенное распределение, когда она приводит к гибели или ослаблению особей.

До сих пор наше внимание было сосредоточено на том, что происходит с целой популяцией или с некоторой средней особью, входящей в ее состав. Внутривидовая конкуренция может, однако, существенно влиять на различия между особями в *пределах* популяции. На рис. 6.26 показаны результаты эксперимента, в котором лен (*Linum isitatissimum*) был посеян при трех значениях плотности; урожай собирали на трех стадиях развития, отдельно взвешивая каждое растение (Obeid et al., 1967). Это дало возможность проследить за результатами возрастающей интенсивности конкуренции, обусловленной не только различиями в плотности посева, но связанной также с ростом растений (между первым и последним сборами урожая). При наименьшей интенсивности внутривидовой конкуренции (при самой низкой плотности посева после всего лишь двух недель роста) значения массы отдельных растений симметрично распределялись относительно среднего. Однако при самой интенсивной конкуренции распределение было сильно скошено влево: преобладали очень мелкие особи, а крупных было совсем немного. По мере возрастания интенсивности конкуренции степень скошенности распределения увеличивалась. Довольно близкие результаты были получены на естественных популяциях морских моллюсков *Patella* (рис. 6.11; Branch, 1975) и на выращенных в экспериментальных условиях головастиках (рис. 6.27; Wilbur, Collins, 1973). Во всех случаях популяции, испытывающие наиболее интенсивную конкуренцию, характеризовались наличием большого числа мелких и небольшого числа крупных особей. Очевидно, что попытка охарактеризовать популяцию с помощью произвольно выбранной «средней» особи в таких условиях будет ошибочной и может отвлечь внимание от некоторых важных последствий внутривидовой конкуренции.

Пример того, как конкуренция может усиливать или даже

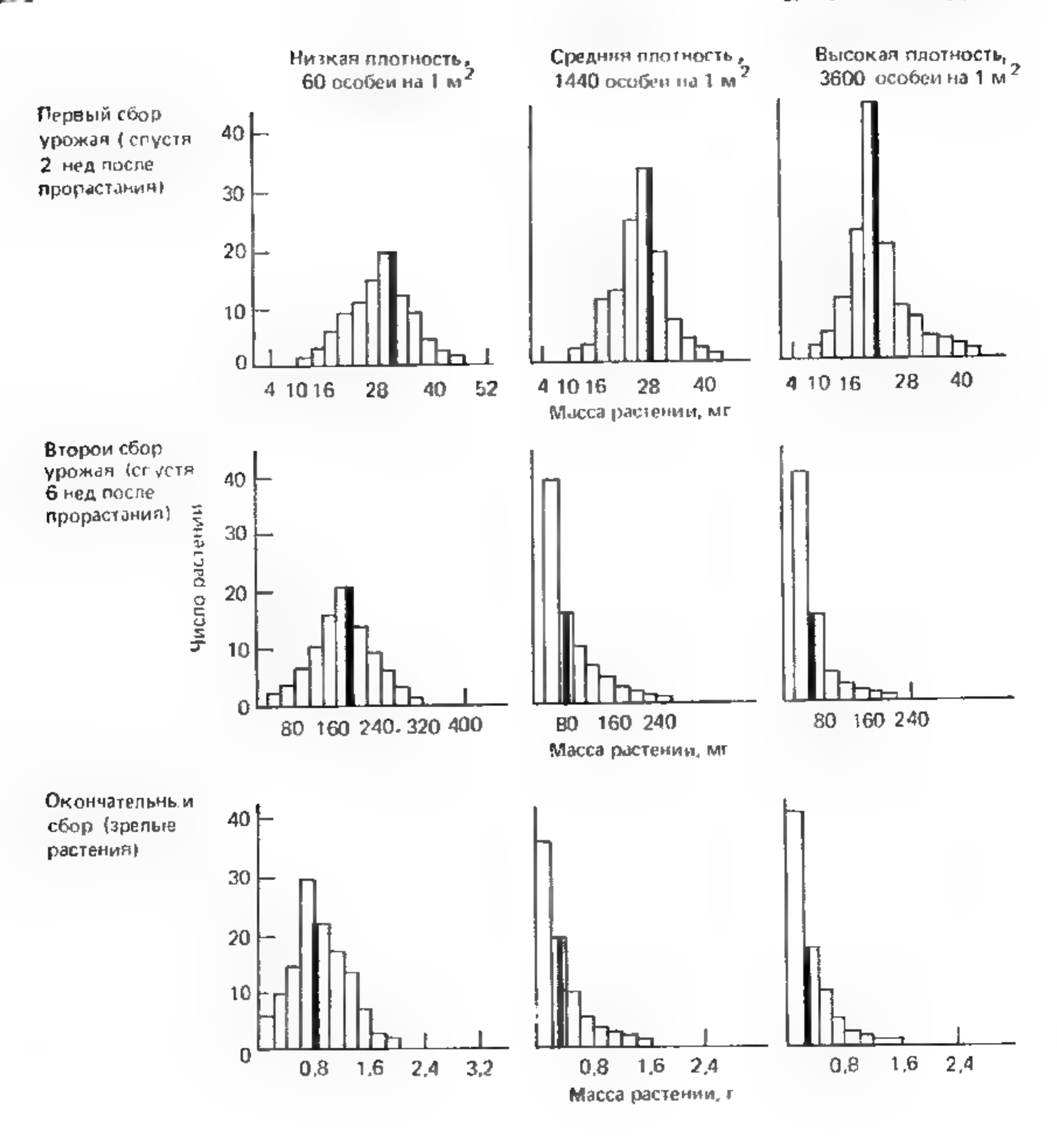


Рис. 6.26. Конкуренция и асимметричное распределение массы растений. Частотные распределения индивидуальной массы растений в посевах льна (*Linum usitatissimum*) посеянного при трех значениях плотности и собранного в три срока. (По Obeid et al., 1967.)

вызывать асимметрию распределения в популяции, показан на рис. 6.28. Он иллюстрирует результаты эксперимента, в котором ежа сборная (*Dactylis glomerata*) была высеяна на поверхности почвы случайным образом (Ross, Harper, 1972). По мере появления проростков их метили, чтобы впоследствии было известно время их появления. Затем через 7 нед после начала эксперимента все растения были собраны и взвешены. Не удивительно, что те растения, которые появились раньше всех (и дольше всех росли) были самыми крупными. Однако большинство растений не достигли той массы, которой могли бы

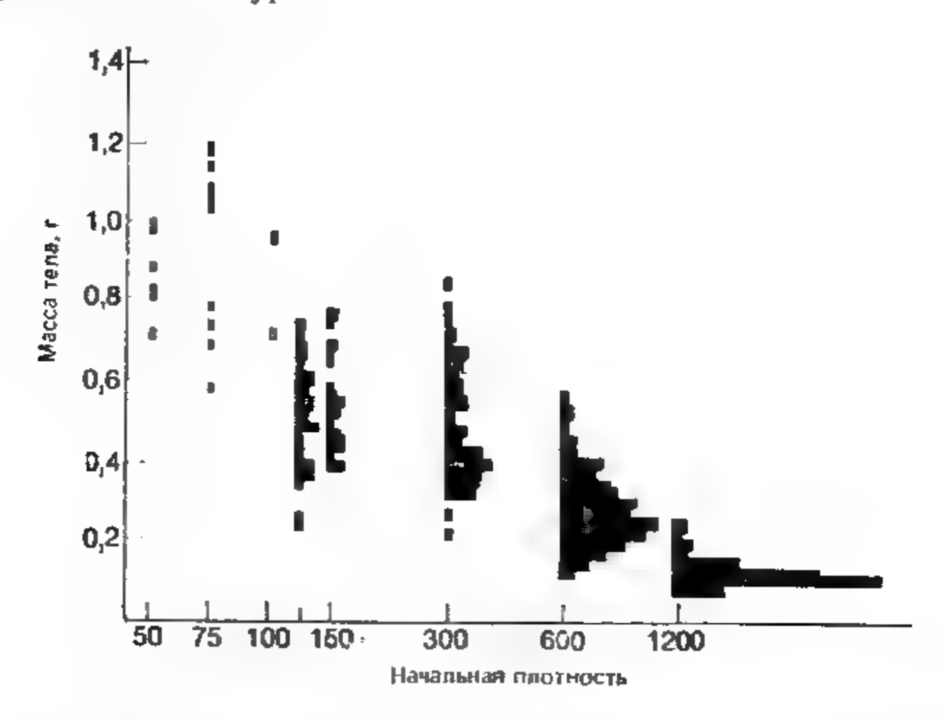


Рис. 6.27. Гистограммы частотного распределения массы тела головастиков *Rana sylvatica* в возрасте 50 сут при разной начальной плотности. (По Wilbur, Collins, 1973.)

достичь, если бы масса растений определялась только продолжительностью периода роста (показано штриховой линией на рис. 6.28). При этом чем позднее появилось растение, тем больше его масса отклонялась от расчетной линии (тем медленнее оно росло). Другими словами, чем позднее появилось растение, тем в большей степени оно подвергалось влиянию соседей, которые проросли и укоренились раньше. Самые ранние проростки *заполняли*, или *«захватывали» пространство* и вследствие этого в малой степени испытывали внутривидовую конкуренцию. Растения, проросшие позднее, попадали в среду, где бо́льшая часть доступного пространства была уже занята; следовательно, они в большей степени подвергались воздействию внутривидовой конкуренции. Такая конкуренция оказывается асимметричной: некоторые особи испытывали ее воздействие в гораздо большей степени, чем другие, и первоначально небольшие различия в результате конкуренции ко времени сбора урожая становились весьма значительными: масса некоторых растений различалась в 1000 раз.

Подобное объяснение пригодно и для результатов экспериментов со льном, приведенных на рис. 6.26. Во всех популяциях размеры растений, начиная с самых ранних стадий, несколько различаются (это, по-видимому, связано с генетическими различиями, небольшими различиями во времени прорастания и т. д.). В дальнейшем по мере усиления конкуренции крупные особи испытывают ее в меньшей, а мелкие в большей степени. Вследствие этого крупные особи вырастали еще больше и подвергались еще меньшему влиянию конкуренции, тогда как мел-

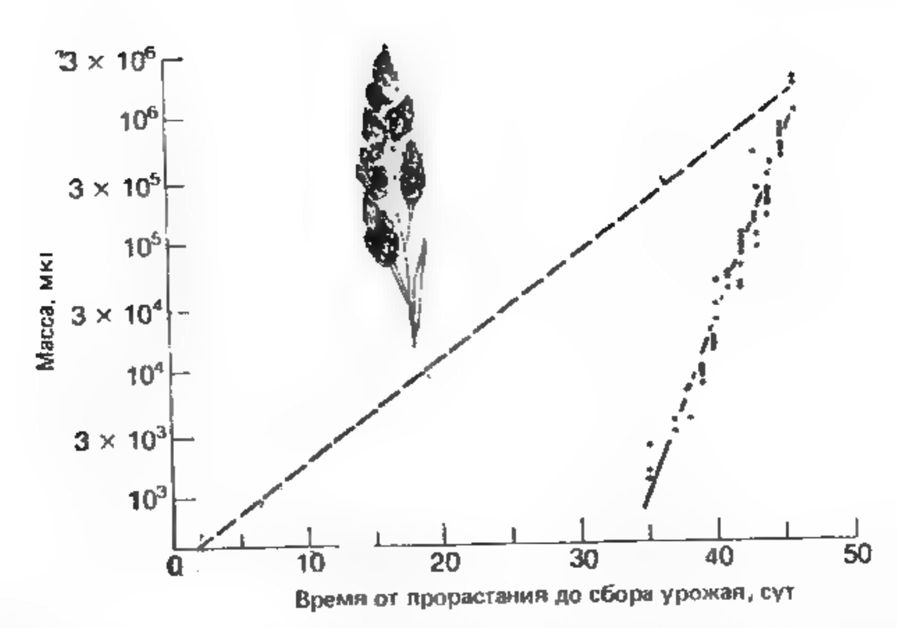


Рис. 6.28. Рост отдельных растений в популяции ежи сборной (*Dactylis glomerata*) в зависимости от величины занятого пространства. Растения были собраны одновременно. Экземпляры, проросшие позднее (короче период от прорастания до сбора урожая), были мельче (росли меньшее время), чем можно было ожидать, если бы рост определялся только продолжительностью периода роста (штриховая линия). (По Ross, Harper, 1972.)

кие особи продолжали отставать в росте и испытывали еще большее влияние конкуренции. Такая иерархия конкурентной борьбы по крайней мере отчасти обусловливает асимметрию в размерном распределении.

На самом деле асимметричная внутривидовая конкуренция почти без сомнения является общим правилом. Скошенные распределения, которые были показаны, — это одно из возможных его проявлений, но существует и много других. Например, Рубенштейн (Rubenstein, 1981), изучая конкуренцию в популяциях черных окуньков-элассом (*Elassoma evergladei*), обнаружил, что увеличение плотности популяции приводило к заметному снижению скорости роста, плодовитости самок и репродуктивной активности самцов, по крайней мере это имело место, если сравнивали «средних» особей, выросших при высокой и низкой плотности. При этом, «преуспевающие» особи лишь в очень небольшой степени испытывали влияние конкуренции. Этот факт указывает на то, что внутривидовая конкуренция не только способна усилить индивидуальные различия, она сама также в значительной степени зависит от индивидуальных различий.

В частности, в одной и той же популяции между разными стадиями или возрастными классами нередко существует асимметрия в конкурентных отношениях. Перссон (Persson, 1983), например, обнаружил, что двухлетки окуня (*Perca fluviatilis*) подвергались влиянию конкуренции в гораздо большей степени, чем трехлетки, когда они вместе конкурировали за одну и ту же пищу. С той же точки зрения Тамм (Tamm, 1956) изучал популяцию растущего в Швеции травянистого многолетнего

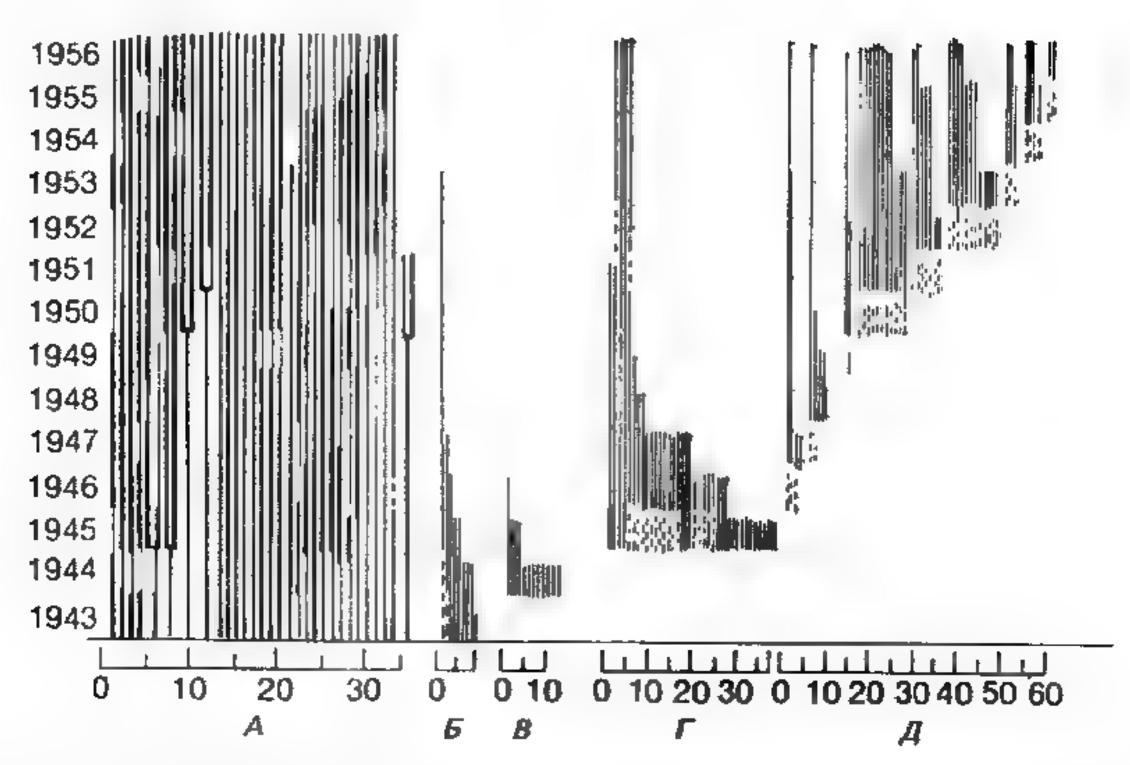


Рис. 6.29. Конкуренция за пространство у многолетнего растения *Anemone hepatica* в лесах Швеции. Каждому экземпляру соответствует одна линия: прямая — неразветвленное растение, двойная — разветвленное, жирная — цветущее растение, прерывистая — растение в этот год не вегетировало. Группа *А* состояла из растений, которые в 1943 г. были крупными, группа *Б* — мелкими; растения группы *В* впервые появились в 1944 г., группы *Г* — в 1945 г., а группы *Д* — позднее, по-видимому, из проростков. (По Tamm, 1956.)

растения *Anemone hepatica* (рис. 6.29). Независимо от того, какое количество проростков пополнило популяцию между 1943 и 1952 гг., совершенно ясно, что наиболее важным фактором, определяющим выживание растения до 1956 г., было его появление к 1943 г. Из 30 экземпляров, которые достигли к 1943 г. крупных или средних размеров, 28 дожили до 1956 г. и некоторые из них разветвились. Напротив, из 112 растений, которые к 1943 г. либо были мелкими, либо появились позднее, только 26 дожили до 1956 г. и ни одно из них не было в достаточно хорошем состоянии, чтобы зацвести. Сходные закономерности можно наблюдать и в древесных насаждениях. Выживаемость, плодовитость и, таким образом, приспособленность немногих укоренившихся взрослых деревьев поддерживаются на высоком уровне; для многочисленных проростков и молодых деревьев они сравнительно низки.

Эти примеры иллюстрируют положение, имеющее отношение к асимметричной конкуренции в целом: асимметрия действует в направлении усиления регуляторных возможностей внутривидовой конкуренции. В экспериментах Тамма хорошо укоренившиеся растения из года в год оказывались преуспевающими конкурентами, но мелкие растения и проростки неоднократно терпели неудачу. В результате поддерживалось почти постоянное число успешно принявшихся между 1943 и 1956 гг. расте-

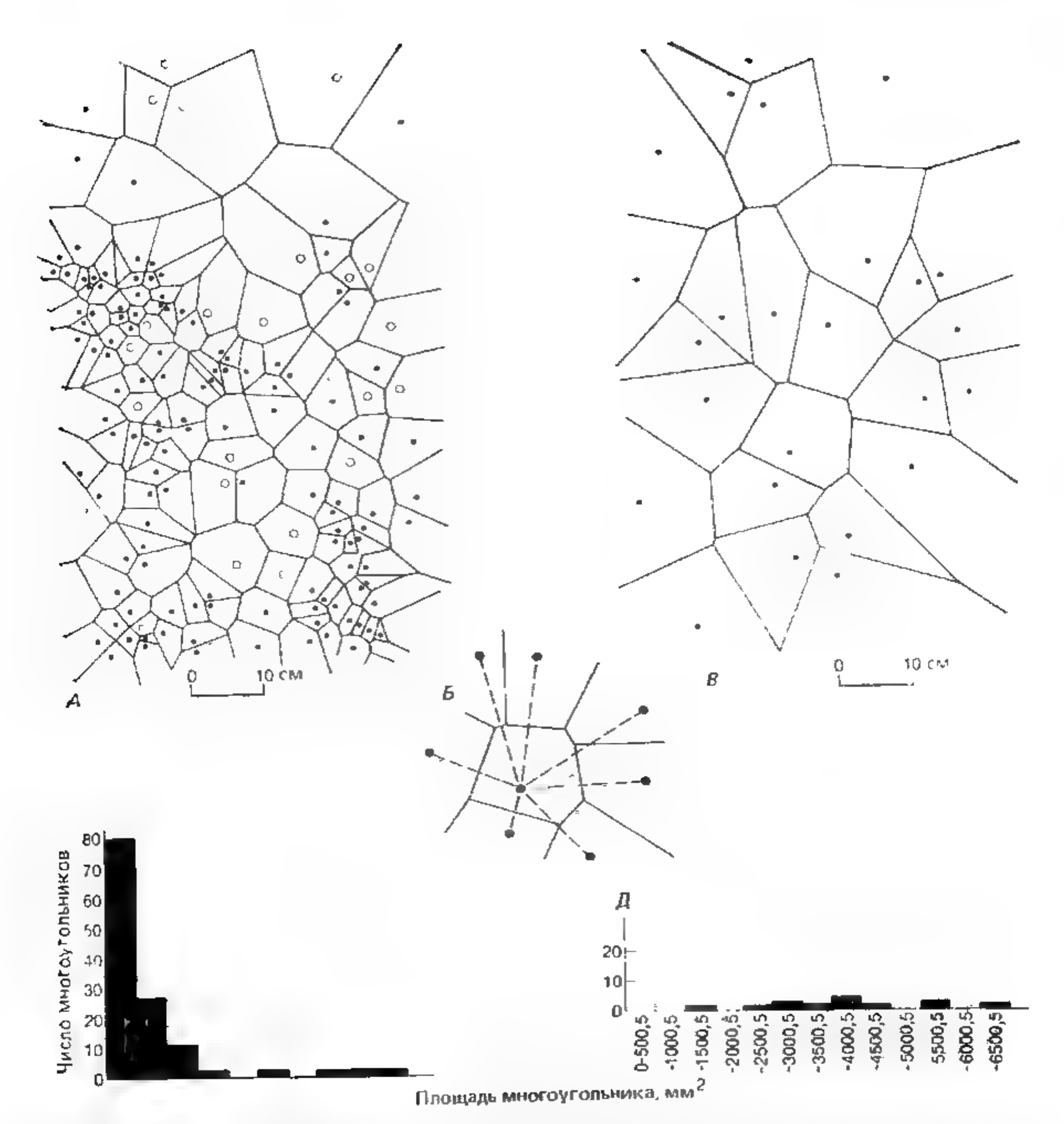


Рис. 6.30. *А*. Размещение отдельных растений в группе проростков однолетнего растения *Lapsana communis* через 3 сут после их появления. Каждый проросток обозначен точкой, а те, которые выжили через 15 нед — кружками. *Б*. Размещение прикрепленных организмов (как на рис. *А*) можно изобразить, построив «многоугольники Тиссена», в которых стороны многоугольника являются перпендикулярами, пересекающими посередине линии, которые соединяют соседние организмы. *В*. Размещение растений, выживших через 15 нед. *Г*. Частотное распределение площадей многоугольников после появления проростков. *Д*. Частотное распределение площадей многоугольников через 15 нед после прорастания, когда произошло самоизреживание. (Из Mithen et al., 1984.)

ний: каждый год можно было наблюдать почти постоянное число «победителей» и различное число «проигравших».

Еще одну закономерность, которая является следствием асимметричной конкуренции, иллюстрируют данные, полученные на отдельных особях. Митен с коллегами (Mithen et al., 1984)

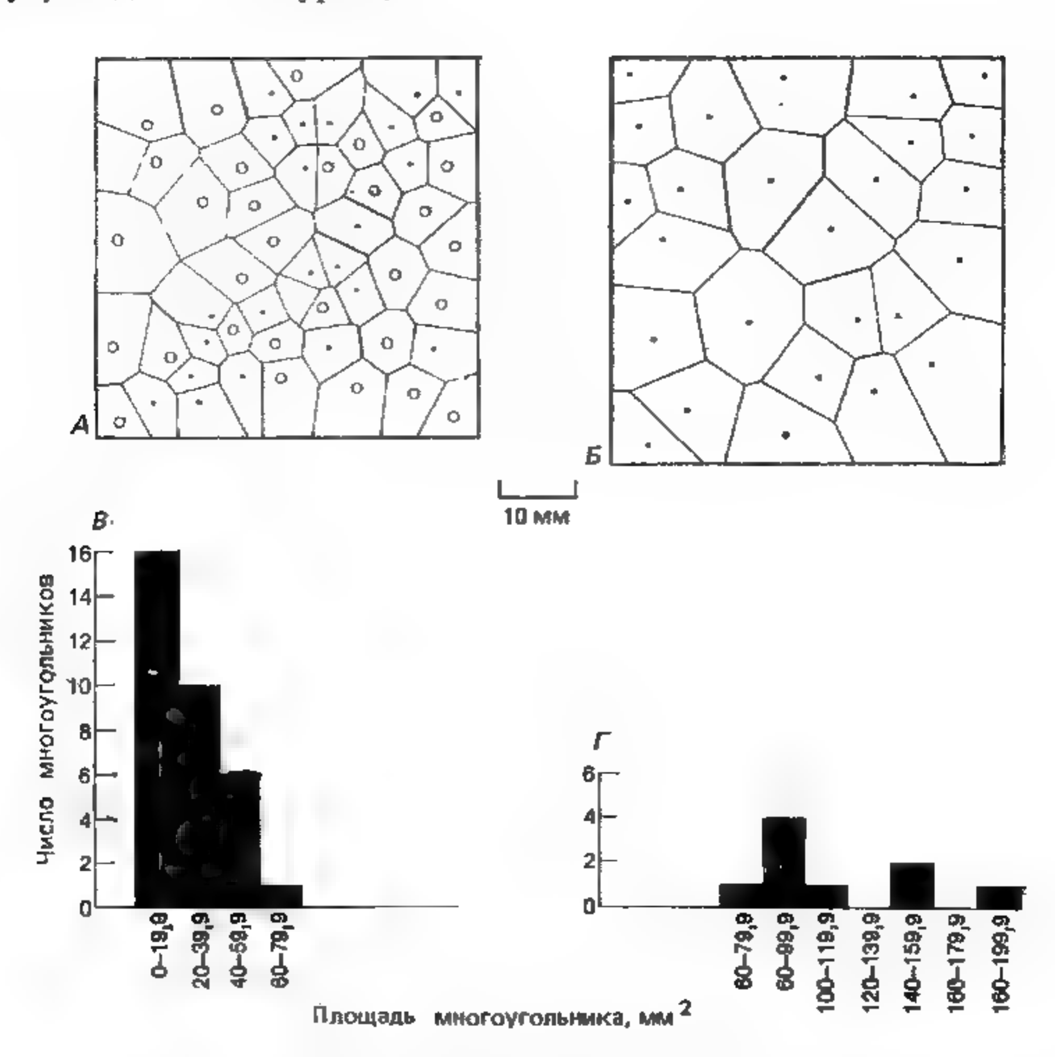


Рис. 6.31. Размещение отдельных особей бокоплава *Erichthonius braziliensis*, осевших на стенке аквариума. *А*. Особи, осевшие в 1—8-е сутки. Кружками обозначены особи, дожившие до 9-х суток. *Б*. Распределение особей к 20-м суткам. Между 9-ми и 20-ми сутками происходили дальнейшая гибель и пополнение осевших особей. *В*. Частотное распределение площадей многоугольников на 8-е сутки. *Г*. Частотное распределение площадей многоугольников на 20-е сутки. (Рассчитано по данным Connell, 1963.)

высевали семена однолетнего растения *Lapsana communis*, беспорядочно разбрасывая их по поверхности стерилизованного компоста. Проростки появлялись почти одновременно, после чего исследователи составляли подробные карты их распределения (рис. 6.30, *А*). Затем, путем построения «многоугольников Тиссена» было охарактеризовано положение каждого растения относительно его соседей. Многоугольники получались из перпендикуляров, которые пересекают середины линий, соединяющих каждое растение с его соседями (рис. 6.30, *Б*). Через 15 нед карты распределения были составлены снова и построены новые многоугольники (рис. 6.30, *В*), а растения были высушены и взвешены. Получены три основных результата. Во-первых, тесно окруженные соседями растения (т. е. растения, находящиеся внутри маленьких многоугольников) имели наибольшие шансы погибнуть. Во-вторых, растения, выросшие в тесном

окружении других растений, были мельче. В этом отчетливо проявились обе стороны асимметричной конкуренции. И в-третьих, отметим, что сильно скошенные вначале частотные распределения растений по размерам и площади окружающих их многоугольников (рис. 6.30, *Г*) впоследствии становились симметричными (рис. 6.30, *Д*). Таким образом, кроме того, что асимметричная конкуренция может приводить к скошенному распределению в популяции, она может также нарушать асимметрию распределения, вызывая гибель мелких и ослабленных особей.

Такого же рода анализ можно применить к результатам эксперимента, выполненного Коннеллом (Connell, 1963) на прикрепленных бокоплавах *Erichthonius braziliensis* (Crustaceae). Эти животные строят на твердых субстратах трубки и питаются, высовываясь из них и очищая, насколько могут достать, пространство вокруг себя. Коннелл дал бокоплавам возможность заселять недавно очищенную стенку аквариума. На рис. 6.31, *А* и *В* показано размещение особей и статистическое распределение размеров индивидуальных участков (многоугольников) через 8 сут после заселения. На рис. 6.31, *Б* и *Г* показаны такие же размещения через две недели. Вновь мы видим, что из популяции исчезли более мелкие особи, вследствие чего размеры индивидуальных участков увеличились и стали более равномерными.

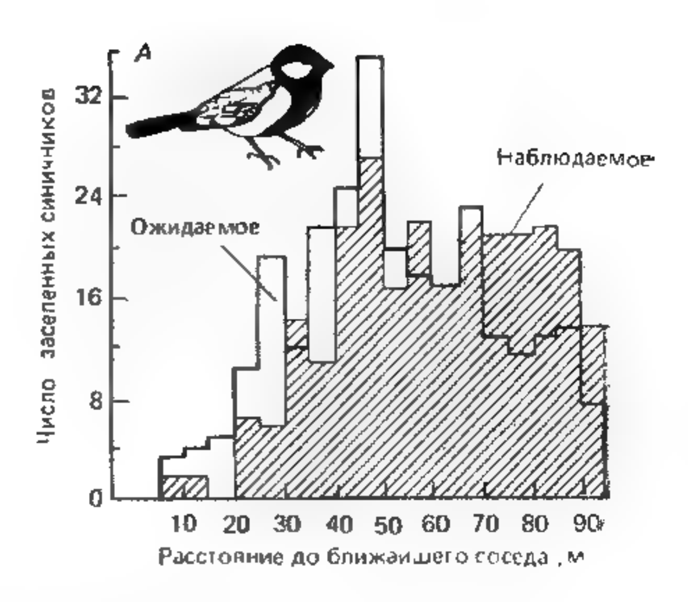
6.11. Территориальность

Регуляция численности популяции как следствие территориальности. — Популяционная регуляция не является причиной территориальности. — Преимущества территориальности должны перевешивать затраты. — Особи, обладающие индивидуальным участком, могут избежать нападения хищников. — Особи, обладающие индивидуальным участком, могут получать больше пищи. — Выводы.

Территориальность, т. е. конкуренция между представителями одного и того же вида за индивидуальный участок, является одной из наиболее важных и широкораспространенных форм асимметричной внутривидовой конкуренции. Девис (Davies, 1978) считает, что об индивидуальных участках можно говорить «...всякий раз, когда особи или группы особей рассредоточены в большей степени, чем могло бы быть при случайном заселении подходящего местообитания». В этом случае территориальность будет иметь место не только в хорошо известных ситуациях, как у больших синиц в гнездовой период (рис. 6.32, *А*), но также, например, у морских желудей (рис. 6.32, *Б*) и у растений (рис. 6.30). Однако термином «территориальность» обыч-

но пользуются в тех случаях, когда имеет место активное взаимодействие, при котором более или менее ограниченная площадь, индивидуальный участок, защищается от вселенцев при помощи поведения характерного типа.

Значение территориальности в интересующем нас смысле заключается в том, что особи, занимающие индивидуальный участок, обычно имеют гораздо более высокую приспособленность, чем особи не имеющие его. Действительно, те представители территориальных видов, которым не удалось занять индивидуального участка, часто не вносят никакого вклада в следующее поколение. Поэтому наиболее важным *следствием* территориальности является популяционная регуляция или точнее регуляция числа особей, занимающих индивидуальные участки. Когда обладатели участка гибнут или их удаляют искусственно, освободившееся местообитание часто быстро занимают



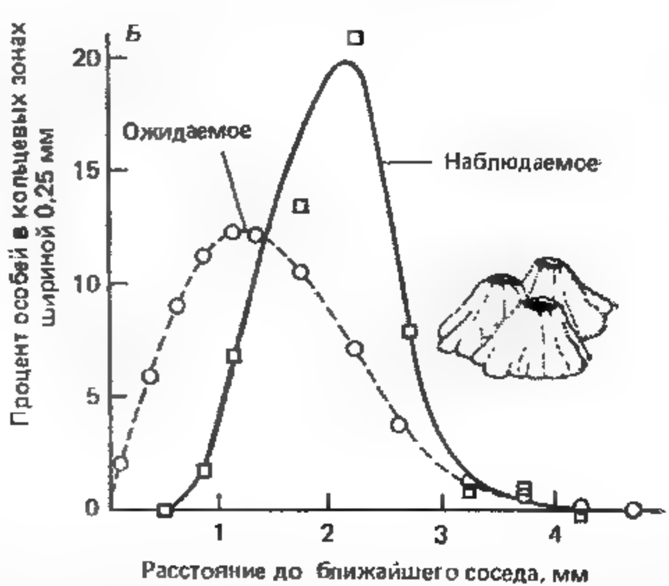


Рис. 6.32. Отдельные случаи территориальности. *А* — большие синицы (Krebs, 1971) и *Б* — морские желуди (Crisp, 1961), рассредоточенные в большей степени, чем можно было бы ожидать при случайном размещении в доступных пригодных местообитаниях. (По Davies, 1978.)

другие особи. Кребс (Krebs, 1971), например, обнаружил, что освободившиеся лесные участки в популяциях большой синицы были вновь заняты птицами, переселяющимися из посадок, где репродуктивный успех был заметно ниже; а Уотсон (Watson, 1967) наблюдал, что после удаления шотландских куропаток с индивидуальных участков на их месте поселились особи, не имевшие своих участков и жившие в стаях; без индивидуальных участков они не смогли бы размножаться и, вероятно, погибли бы. Территориальность в таком случае представляет собой крайнее выражение асимметричной конкуренции или, если воспользоваться более выразительным термином, «борьбы». В этой борьбе существуют победители (особи, став-

шие обладателями индивидуальных участков) и побежденные (те, кому участок не достался). В любой произвольный момент времени может существовать строго ограниченное число победителей. Точное число участков и соответственно победителей нельзя с уверенностью определить в любой, наугад выбранный год, поскольку год от года оно будет меняться в зависимости от условий среды. Тем не менее конкурентная основа территориальности обеспечивает сравнительное постоянство числа выживших особей, которые способны к размножению.

Винн-Эдвардс (Wynne-Edwards, 1962) высказал предположение о том, что основными причинами, которые обусловливают эволюцию территориального поведения, должны быть сами регуляторные эффекты территориальности. Он исходил из того, что отбор благоприятствует территориальности, потому что *в целом* популяция выигрывает от разделения ресурсов; при этом имеется гарантия, что популяция не использует эти ресурсы сверх меры. Однако существуют достаточно веские доводы, дающие основание отвергнуть такое связанное с «групповым отбором» объяснение (по сути оно расширяет эволюционную теорию сверх разумных пределов). Винн-Эдвардс (Wynne-Edwards, 1977) впоследствии сам признал эти доводы и отказался от своих идей. *Конечную* причину территориальности, по-видимому, следует искать в естественном отборе, т. е. в некотором преимуществе, которое выпадает на долю особи

Любой выигрыш, который особь получает от наличия у нее индивидуального участка, следует, конечно, сопоставлять с затратами на защиту этого участка. У некоторых животных защита включает жестокие конфликты между конкурентами, тогда как у других существует более тонкое взаимное распознавание конкурирующими особями запрещающих сигналов (например, песня или запах). Однако, даже когда возможности физического вреда минимальны, территориальные животные обычно расходуют энергию на охрану и сигнализацию о границах своей территории, и если естественный отбор поддерживает территориальность, то выигрыш всегда должен превышать эти энергетические затраты (см. Davies, Houston, 1984).

У большой синицы, например, самец расходует время и энергию, занимая индивидуальный участок в конце зимы. Для добывания пищи или привлечения полового партнера в этом участке, очевидно, нет необходимости (Perrins, 1979), но летом обусловленное территориальностью рассредоточение гнезд в значительной степени снижает вероятность гибели яиц и насиживающих самок от хищников (Krebs, 1971), особенно мелких куньих (Dynn, 1977). Действительно, чем больше размер индивидуального участка, тем меньше вероятность гибели, и очевидно, что особь выигрывает от этого. Сходным образом Шерман (Scherman, 1981) обнаружил, что большие размеры индивиду-

ального участка у земляной белки (*Spermophilus beldingi*) снижают число случаев каннибализма, т. е. поедания молоди особями того же вида.

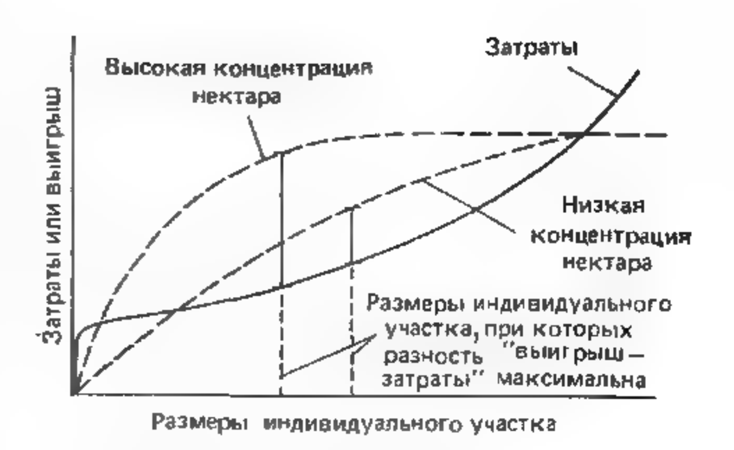


Рис. 6.33. Возможные затраты, выигрыш и чистый выигрыш (выигрыш минус затраты) при защите индивидуального участка. При переходе к территориальности затраты резко увеличиваются и затем они увеличиваются со все более высокой скоростью по мере того, как возрастает сложность защиты индивидуального участка. Если на индивидуальном участке содержится все необходимое для организма, то выигрыш перестает расти. Если плотность ресурса (в данном случае нектар) высока, то это происходит при небольших размерах индивидуального участка, а если плотность ресурса низкая, то при больших размерах. Вследствие этого при более высокой плотности ресурса чистый выигрыш достигает максимальной величины на индивидуальном участке меньшего размера

По-видимому, самым обычным выигрышем от того, что особь удерживает индивидуальный участок, является увеличение скорости потребления пищи. Непосредственно это наблюдать трудно, но хорошим косвенным свидетельством могут служить результаты исследований, в которых в ответ на изменение количества пищи регистрировалось изменение территориального поведения. Примером является работа Гесса с соавторами (Gass et al., 1976) по питающемуся нектаром охристому колибри (*Selasphorus rufus*). На северо-западе Калифорнии, где проводилась эта работа, индивидуальные участки колибри значительно различались по размерам; но они также различались по числу и виду встречающихся там цветущих растений, нектаром которых питается колибри, а следовательно, по общему количеству нектара. В действительности между размерами индивидуального участка и плотностью нектароносных растений наблюдалась обратная связь; возможное объяснение этого приведено в виде схемы на рис. 6.33. По мере увеличения размеров индивидуального участка затраты на его защиту быстро возрастают. Выигрыш при этом также возрастает, поскольку он обусловлен высокой скоростью потребления пищи, которая является результатом отсутствия конкурентов за источники нектара. Когда плотность источников нектара на индивидуальном участке оказывается высокой и птица не в состоянии потребить весь имеющийся нектар, выигрыш выходит на постоянный уровень. При низкой плотности нектара на единицу площади (из-за того, что мало цветов и(или) в них мало нектара) выигрыш с увеличением размера индивидуального участка возрастает медленно и *чистый* выигрыш (выигрыш минус затраты) дости-

гает своего максимального значения при сравнительно большом размере участка (рис. 6.33). Однако, когда плотность нектара высока (много цветков с большим содержанием нектара), величина его потребления возрастает быстро и чистый выигрыш достигает максимума на сравнительно небольшом индивидуальном участке. Итак, если естественный отбор благоприятствует тем птицам, которые имеют индивидуальный участок наиболее подходящих размеров, то между размерами защищаемой территории и плотностью нектара на ней должна существовать обратная связь, т. е. то, что обнаружил Гесс с соавторами.

Следовательно, территориальность можно рассматривать как гибкий и тонкий поведенческий механизм, возникающий в связи с максимизацией *чистого* выигрыша, который приходится на долю каждого отдельного конкурента. Кроме того, следствием территориальности является ее исключительно сильное воздействие на саму популяцию. Этот случай является единственным (хотя и достаточно ярким) примером, когда четко выражена асимметричность внутривидовой конкуренции.

6.12. Самоизреживание популяций

Постепенность в воздействиях на рост популяции. — Численность когорты приближается, а затем следует линии изреживания. — Сходные наклоны линий изреживания приводят к „закону степени —$^3/_2$". — Наклон линии изреживания —1. — Разнообразие размеров и форм растений укладывается вдоль одной и той же линии изреживания. — Объяснение наклона —$^3/_2$. — Большая часть «биомассы», накапливающейся в изреживающейся когорте, представляет собой некромассу. — Вариабельность линий изреживания. — Происходит ли самоизреживание у животных?

Мы уже видели, как внутривидовая конкуренция за некоторый период времени может повлиять на число погибших и родившихся особей, на рост и распределение биомассы в пределах популяции. В предыдущих разделах эти эффекты оценивались по конечным результатам конкуренции. В действительности они часто оказываются постепенными. По мере увеличения возраста когорты составляющие ее особи увеличиваются в размерах, их потребности возрастают и вследствие этого конкуренция между ними становится все более и более интенсивной. Усиление конкуренции в свою очередь постепенно ведет к увеличению риска их гибели. Таким образом, как число выживших особей, так и скорость их роста одновременно зависят от плотности.

Явления, возникающие в когортах высокой плотности, были изучены на ряде популяций растений. Один из примеров показан на рис. 6.34, *А*, где обе оси имеют логарифмический масштаб.

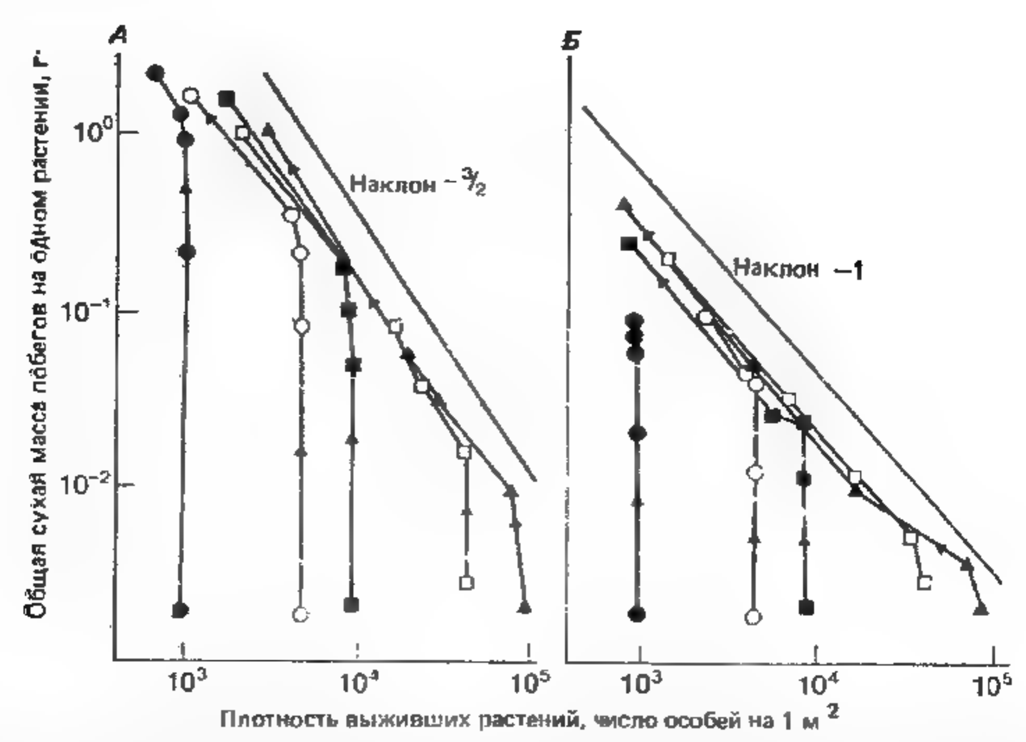


Рис. 6.34. Самоизреживание в посевах *Lolium perenne* при пяти значениях плотности: 1000 (черные кружки), 5000 (белые кружки), 10 000 (черные квадраты), 50 000 (белые квадраты) и 100 000 (черные треугольники) семян·м$^{-2}$. *А*. Затенение 0%. *Б*. Затенение 83%. Линии соединяют популяции, посаженные при каждом из пяти значений плотности. Выборки из посевов взяты в пять последовательных сроков. Следовательно, линии обозначают траектории во времени, по которым проходили популяции. Стрелками указаны направления траекторий, т. е. ход самоизреживания. Более подробное обсуждение см. в тексте. (По Lonsdale, Watkinson, 1982.)

Многолетний плевел (*Lolium perenne*) высевали с разной плотностью и с каждого участка брали образцы через 14, 35, 76, 104 и 146 сут (Lonsdale, Watkinson, 1982). Каждая линия на рисунке соответствует определенной плотности посева. Последовательные точки вдоль линии характеризуют популяции одной и той же начальной плотности в разном возрасте. Линии, таким образом, представляют собой траектории, по которым происходят изменения во времени. Направление указано стрелками, ведущими от многочисленных мелких молодых особей (внизу справа) к небольшому числу более крупных и взрослых растений (вверху слева).

После 35 сут в популяциях с высокой плотностью рост растений замедлялся: средняя масса одного растения (в данном возрасте) всегда была самой большой в популяциях с самой низкой плотностью (рис. 6.34, *А*). Кроме того, ясно, что в первую очередь значительная гибель особей происходила в популяциях с самым медленным ростом и самой высокой плотностью посадки: в двух популяциях, посеянных при самой высокой плотности, начиная с 35-х суток и до последнего сбора образцов, наблюдалось постепенное снижение численности растений. Однако самым примечательным для этих наиболее плотных популяций оказалось то, что *снижение плотности популяции и*

увеличение массы растений происходило одновременно: траектории обоих популяций располагались вдоль прямой линии с наклоном, примерно равным $-^3/_2$. Считается, что в этих популяциях происходит *самоизреживание* (т. е. постепенное уменьшение плотности в популяции растущих особей), а линия с наклоном, равным примерно $-^3/_2$, к которой приближаются и затем идут вдоль нее их траектории, называется *линией изреживания*.

В популяциях, посеянных при более низкой плотности, самоизреживание начинается гораздо позже. В самом деле, чем ниже плотность, тем позднее наступало самоизреживание. Тем не менее популяции во всех случаях вначале имели почти вертикальную траекторию, т. е. смертность была невелика. Затем, по мере приближения к линии изреживания, смертность в популяциях возрастала так, что наклоны всех траекторий постепенно достигали значения $-^3/_2$. И наконец, достигнув линии изреживания, популяции следовали вдоль нее.

Экологи растений много раз обнаруживали, что увеличивающиеся в численности, самоизреживающиеся популяции растений (если они посажены при достаточно высокой плотности) достигают линии изреживания и затем следуют вдоль линии изреживания, наклон которой равен примерно $-^3/_2$. Эта зависимость часто называется «закон степени $-^3/_2$» (Yoda et al., 1963), поскольку плотность (d) связана со средней массой ($\overline{w}$) следующим уравнением:

$$\lg \overline{w} = \lg c - \frac{3}{2} \cdot \lg d$$

или

$$\overline{w} = c \cdot d^{-3/2},$$

где c — константа. В действительности во многих случаях, в которых такая связь была обнаружена, это относилось не к отдельной когорте, прослеженной во времени, а сравнивались серии сходных популяций разного возраста. Наиболее отчетливо закономерность прослеживалась в популяциях деревьев и других долгоживущих видов.

Наклон $-^3/_2$ указывает на то, что в растущей самоизреживающейся популяции средняя масса растения *возрастает* быстрее, чем *уменьшается* плотность. Следовательно, в популяции, для которой справедлив «закон степени $-^3/_2$», *общая* масса (или урожай) будет постоянно увеличиваться. Со временем, конечно, это увеличение должно прекратиться — урожай не может возрастать бесконечно. Вместо этого можно ожидать, что наклон линии изреживания изменится от $-^3/_2$ до -1, т. е. общая масса растений на единицу площади будет оставаться постоянной. Такая картина действительно наблюдалась, когда

популяции *Lolium perenne* (рис. 6.34, *Б*) росли при низкой интенсивности освещения (17% от полной освещенности). Наклон —1 означает, что дальнейший прирост выживших особей в точности уравновешивает гибель других растений, т. е. эта ситуация имеет место тогда, когда общий урожай достигает своего максимального значения, которое не может быть превышено данным видом в данных условиях. При пониженной освещенности максимальный урожай будет меньше; в этом случае наклон —1 может быть получен при более низкой плотности (рис. 6.34, *Б*). Однако на практике даже в искусственных условиях немногие самоизреживающиеся популяции достигают максимальных значений урожая; наклон линии изреживания —1 наблюдается редко.

Интересно, что для всех видов растений характерна линия изреживания с наклоном, равным примерно —$^3/_2$ и к тому же все данные укладываются примерно на *одну и ту же* прямую, свободный член (т. е. величина *c* в уравнении) которой изменяется в очень узких пределах (рис. 6.35). В правой части графика на рис. 6.35 находятся популяции мелких растений с высокой плотностью (однолетние травы и многолетники с короткоживущими побегами), а в левой — разреженные популяции очень крупных растений, в основном деревьев. Все разнообразие размеров и форм растений укладывается вдоль линии между этими крайними случаями: этот диапазон включает вечнозеленую секвойю (*Sequoia sempervirens*) — самое высокое из известных деревьев, а также одноклеточную водоросль *Chlorella* (J. White, личное сообщение). Но популяция каждого вида испытывает изреживание, проходя при этом только часть всей прямой на рис. 6.35, т. е. в этих координатах траектория данного вида в данных условиях среды начинается как вертикальная линия, которая затем достигает прямой с наклоном —$^3/_2$ и в конечном счете проходит некоторую ее часть. (Траектория, по-видимому, снова отклонилась бы от прямой и пошла вдоль линии с наклоном —1, если бы в популяции был достигнут максимальный урожай.) Разные виды достигают общей линии и отклоняются от нее в разных точках.

Заметим, между прочим, что графики на рис. 6.34 и 6.35 построены в соответствии с определенной договоренностью: по оси *x* отложены логарифмы плотности, а по оси *y* — средней массы. Это не означает, однако, что плотность является независимой переменной, от которой зависит средняя масса. На самом деле зависимость может показывать, что средняя масса естественным образом возрастает по мере роста растения и это определяет уменьшение плотности популяции. Наиболее приемлемая точка зрения состоит в том, что плотность и средняя масса полностью взаимозависимы: ни один из показателей не является независимым от другого.

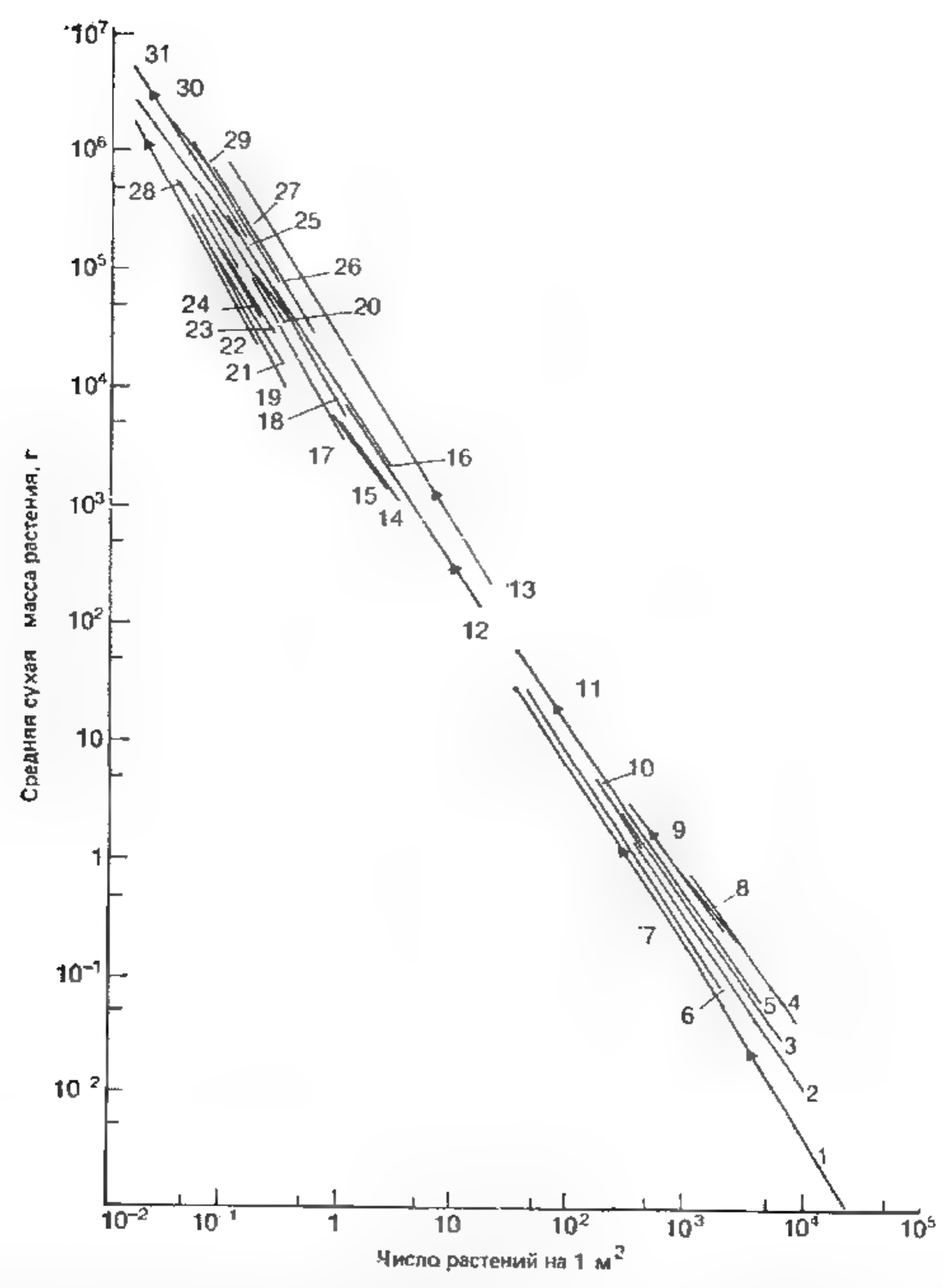


Рис. 6.35. Явление самоизреживания среди различных видов трав и деревьев. Каждая линия представляет отдельный вид и в то же время обозначает диапазон значений, в котором производились наблюдения. Стрелками на отдельных линиях обозначено направление, в котором происходит самоизреживание во времени. Графики построены по данным, приведенным на рис. 2.9, из работы Уайта (White, 1980), в которой имеются ссылки на источники и перечислены все растения (31 вид). Обратите внимание, что все линии имеют наклон, примерно равный $-^3/_2$, а их параметры попадают в относительно узкий диапазон значений

Точного объяснения того, почему линии изреживания имеют наклон $-^3/_2$, пока не существует (см., например, White, 1981). Однако мы знаем, что в растущей когорте отношение поверхности листьев к площади поверхности почвы (индекс листовой поверхности) быстро перестает зависеть от плотности — оно больше не увеличивается с ростом массы популяции. Значение

наклона $-^3/_2$ обычно расценивают как отражение того, что популяция растений представляет собой массу или объем (размер в степени 3), размещенный под улавливающим свет пологом, имеющим некоторую площадь (размер в степени 2), которая остается постоянной и, таким образом, обратно пропорциональной плотности популяции.

Рассматривая развивающуюся когорту более подробно, мы видим, что те листья, которые располагаются выше соседних, успешно улавливают солнечный свет. Вследствие этого в лучшем положении оказываются листья, расположенные на более длинных черешках или стеблях или на постоянных омертвевших структурах, таких, как стволы деревьев. Следовательно, со временем популяция будет состоять из постепенно уменьшающегося числа все более крупных экземпляров, которые несут свои кроны на относительно все более возрастающей массе отмерших или нефотосинтезирующих опорных тканей; это те самые ткани, которые популяция накапливает в то время, когда ее траектория проходит вдоль линии изреживания с наклоном $-^3/_2$. В самом деле, если мы посмотрим вдоль линии изреживания на рис. 6.35 справа налево, то мы будем переходить от травянистых растений через кустарники к древесным породам, у которых доля отмершего вещества возрастает. Это вещество представляет собой некромассу, а не биомассу! Следовательно, мы не можем объяснить закон изреживания с угловым коэффициентом $-^3/_2$ исходя только из существующих в данный момент лимитирующих отношений между объемом листового покрова и площадью поверхности почвы. Объяснение существующей картины должно опираться на предшествующий период. (Этот подход может быть развит не только для того чтобы рассмотреть процесс изреживания в популяции одного вида, но также для изучения смены видов в ходе растительной сукцессии; см. гл. 16.)

Наконец, хотя мы и подчеркиваем видимую универсальность закона изреживания с наклоном $-^3/_2$, существует ряд важных исключений, которые необходимо рассмотреть. Как уже указывалось, деревья располагаются в левой части рис. 6.35, потому что их кроны поддерживают очень большую массу тканей; они в состоянии поддерживать эту массу тканей, поскольку бóльшая часть этих тканей мертва и их потребности очень невелики. Травянистые растения, напротив, могут иметь относительно немного тканей, потому что бóльшая их часть требует активного снабжения веществом и энергией. Таким образом, они занимают место в правой части рис. 6.35. При пониженной освещенности, которая приводит к линии изреживания с наклоном -1 (рис. 6.34, *Б*), из-за снижения интенсивности фотосинтеза питательными веществами может быть обеспечена лишь небольшая масса тканей. Однако уменьшение поступления питательных

веществ не приводит к изменению наклона линии изреживания. Вместо этого снижается скорость, с которой популяция смещается вдоль линии изреживания (Yoda et al., 1963; White, Harper, 1970). Это происходит потому, что при низкой освещенности может лишь поддерживаться (благодаря фотосинтезу) постоянная масса тканей, а при пониженном количестве питательных веществ растения способны создавать ткани, но только медленно. В конечном счете, по-видимому, решающую роль играют форма и тип растения, которые определяют параметры линии изреживания. У хвойных деревьев при той же плотности популяции средняя масса растений выше, чем у лиственных; а у однодольных трав выше, чем у двудольных. Значение этих отношений обсуждается Лонсдейлом и Уоткинсоном (Lonsdale, Watkinson, 1983).

Животные, и прикрепленные, и подвижные также должны «самоизреживаться», поскольку в процессе роста особи в когорте все больше конкурируют друг с другом, что приводит к снижению плотности популяции. Однако «закон самоизреживания» для популяций животных пока неизвестен. Конечно, животные не зависят от света в такой степени, как растения; но по крайней мере в скоплениях прикрепленных животных можно наблюдать стремление разместить «объем» на примерно постоянной площади. Вместе с тем широко применимый закон самоизреживания у подвижных животных наблюдать довольно трудно (но см. Begon et al., 1986).

Глава 7

Межвидовая конкуренция

7.1. Введение

Сущность межвидовой конкуренции заключается в том, что у особей одного вида уменьшается плодовитость, выживаемость или скорость роста в результате использования ресурса или интерференции со стороны особей другого вида. Однако за этой простой формулировкой кроется большое число самых разнообразных нюансов. Влияние межвидовой конкуренции на динамику численности популяций конкурирующих видов многолико. Динамика в свою очередь может оказывать влияние на распределение видов и их эволюцию. Изучение межвидовой конкуренции идет по многим направлениям. В данной главе будет рассмотрен ряд данных, свидетельствующих о наличии конкуренции, ее конечные результаты и основные влияющие на нее факторы. В гл. 18 будет обсуждаться роль межвидовой конкуренции в формировании структуры экологических сообществ. Фактически в этой главе представлено несколько тем, которые в гл. 18 разбираются более подробно. Для того чтобы полнее познакомиться с проблемой межвидовой конкуренции, эти две главы следует читать вместе.

А теперь обратим особое внимание на определение понятия конкуренции, которое имеет существенное значение. Конкуренция возникает тогда, когда два или большее число организмов получают ресурс из источника, который для всех явно недостаточен. Иными словами, конкуренция возникает только в том случае, если ресурс ограничен. Если же ресурс имеется в избытке, то два вида даже с очень сходными потребностями конкурировать не будут. Это может наблюдаться, например, при регулировании численности видов хищниками или паразитами. В настоящей главе мы ограничимся главным образом теми случаями, в которых как полагают, имеет место межвидовая конкуренция.

7.2. Некоторые примеры межвидовой конкуренции

Конкуренции между двумя (или более) видами из разных групп организмов посвящено большое число исследований. При отборе отдельных примеров мы исходили из того, что они наиболее ярко иллюстрируют ряд важных положений, касающихся конкуренции.

7.2.1. Конкуренция между саламандрами

Первый пример относится к двум видам сухопутных саламандр *Plethodon glutinosus* и *P. jordani*, обитающих в южной части Аппалачских гор в США. Обычно *P. jordani* встречается на бóльших высотах, чем *P. glutinosus*, но в некоторых районах зоны их обитания перекрываются. Хейрстон (Hairston, 1980) провел эксперимент на двух участках, один из которых находился в горах Грейт-Смоуки, где перекрывание наблюдалось только в небольшом диапазоне высот, а другой — в Бальзамических горах, где виды сосуществовали в гораздо более широкой зоне. На обоих участках обитали популяции того и другого вида и, в целом, фауна саламандр была сходной; популяции находились на одной высоте и подвергались одинаковым воздействиям. На каждом участке Хейрстон заложил семь экспериментальных площадок: на двух из них были удалены особи *P. jordani*, на двух других — особи *P. glutinosus*, а оставшиеся три служили контролем. Эта работа была начата в 1974 г. и в последующие пять лет на всех площадках шесть раз в году подсчитывали число особей каждого вида; все особи были разделены на три группы: годовики, двухлетки, все остальные.

На контрольных площадках, как и следовало ожидать, из двух рассматриваемых видов гораздо более многочисленным был *P. jordani*; а на площадках, с которых он был удален, наблюдалось статистически значимое возрастание численности *P. glutinosus*. На площадках, с которых был удален *P. glutinosus*, не было отмечено соответствующего значимого увеличения численности *P. jordani*. Однако на обоих участках наблюдалось статистически значимое возрастание доли *P. jordani* среди годовиков и двухлеток. По-видимому, это объяснялось возросшей плодовитостью и(или) повышенным выживанием молоди; оба эти фактора являются основными причинами, определяющими скорость размножения.

Важным моментом является то, что неблагоприятное воздействие со стороны другого вида исходно испытывали особи обоих видов; после удаления одного из видов, у оставшегося наблюдалось значительное увеличение численности и(или) плодовитости и(или) выживаемости. Из этого следует, что на контрольных площадках и в других местах совместного обитания эти виды обычно конкурировали друг с другом, но все же сосуществовали.

7.2.2. Конкуренция между видами подмаренника (*Galium* spp.)

В качестве второго примера приведем эксперимент, выполненный одним из известнейших «отцов-основателей» экологии растений А. Г. Тенсли, который изучал конкуренцию между

двумя видами подмаренника (Tansley, 1917). *Galium hercinicum* — это вид, растущий в Великобритании на кислых почвах, тогда как распространение *Galium pumilum* ограничено более щелочными почвами (во времена Тенсли эти виды назывались *G. saxatile* и *G. sylvestre*). Выращивая виды по отдельности, Тенсли обнаружил, что каждый из них хорошо рос *как* на кислой почве из местообитания *G. hercinicum, так и* на щелочной почве из местообитания *G. pumilum*. Однако, при совместном выращивании на кислой почве успешно рос только *G. hercinicum*, а на щелочной почве — только *G. pumilum*. По-видимому, эти результаты свидетельствуют о конкуренции между видами при их совместном выращивании. В конкурентной борьбе побеждает один вид, тогда как другой проигрывает настолько, что происходит его вытеснение из биотопа. Исход конкуренции зависит от условий, в которых она происходит.

7.2.3. Конкуренция между морскими желудями

Третий пример взят из работы Коннелла (Connell, 1961). Этот автор изучал два вида морских желудей, обитающих у побережья Шотландии: *Chthamalus stellatus* и *Balanus balanoides* (рис. 7.1). Эти виды часто встречаются вместе на одних и тех же участках каменистого побережья северо-западной Европы. Однако взрослые особи *Chthamalus* обычно обитают в литоральной зоне, которая расположена выше, чем зона обитания взрослых особей *Balanus*, хотя молодь *Chthamalus* в значительном количестве оседает в зоне обитания *Balanus*. Для того чтобы понять наблюдавшуюся зональность Коннелл длительное время изучал это явление. В течение года он проводил последовательные учеты особей, определяя при этом их распределение. Наиболее существенным оказалось то, что на некоторых участках, где молодь *Chthamalus* оседала в зоне обитания *Balanus*, она оказывалась удаленной от прикрепленных *Balanus*. В отличие от обычной ситуации (оседание вблизи *Balanus*), такая молодь хорошо выживала, независимо от уровня приливов. Возникло предположение, что обычной причиной гибели молоди *Chthamalus* было не слишком длительное время пребывания под водой в нижней зоне, а конкуренция с *Balanus*. Прямые наблюдения подтвердили, что *Balanus* подавляют *Chthamalus*, сдвигая их или разрушая раковины. Наибольшая смертность среди *Chthamalus* отмечалась в сезоны самого быстрого роста *Balanus*. Кроме того, те немногие особи *Chthamalus*, которые в течение года выжили в скоплении *Balanus*, оказались намного мельче особей, выросших на свободных участках. Поскольку более мелкие морские желуди менее плодовиты, этот пример показывает, что межвидовая конкуренция приводит также к уменьшению плодовитости.

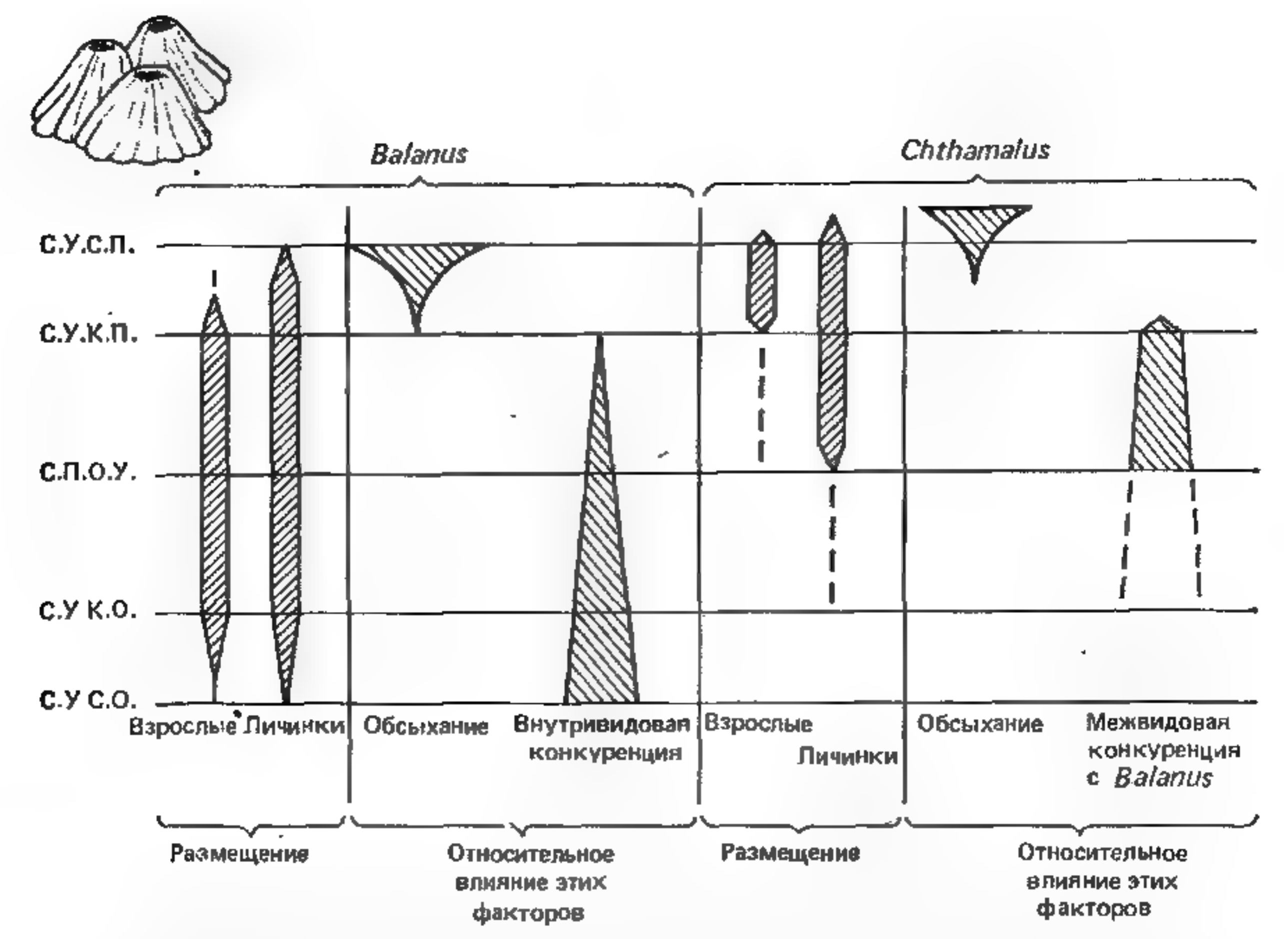


Рис. 7.1. Размещение взрослых особей и вновь осевших личинок *Balanus balanoides* и *Chthamalus stellatus* в приливно-отливной зоне. На схеме показано влияние обсыхания и конкуренции. Слева обозначены зоны: С.У.С.П. — средний уровень сизигийного прилива; С.У.К.П. — средний уровень квадратурного прилива; С.П.О.У. — средний приливно-отливный уровень; С.У.К.О. — средний уровень квадратурного отлива; С.У.С.О. — средний уровень сизигийного отлива. (По Connell, 1961.)

Итак, между *Balanus* и *Chthamalus* существует конкуренция. Они совместно обитают на одних и тех же участках побережья, но, если приглядеться повнимательнее, то их местообитания перекрываются очень незначительно. *Balanus* подавляет и вытесняет *Chthamalus* из нижней зоны; но *Chthamalus* может выживать в литорали, где *Balanus* из-за своей большой чувствительности к обсыханию погибает.

7.2.4. Конкуренция между видами *Paramecium*

Четвертый пример заимствован из классической работы крупнейшего советского эколога Г. Ф. Гаузе, который в серии лабораторных экспериментов изучал конкуренцию на трех видах простейших *Paramecium* (Gause, 1934, 1935). Все три вида хорошо росли в монокультуре, достигая в пробирках с жидкой средой стабильных значений предельных плотностей популяции. Пищей инфузориям служили бактериальные или дрожжевые клетки, растущие на регулярно добавляемой овсяной муке (рис. 7.2, *А*).

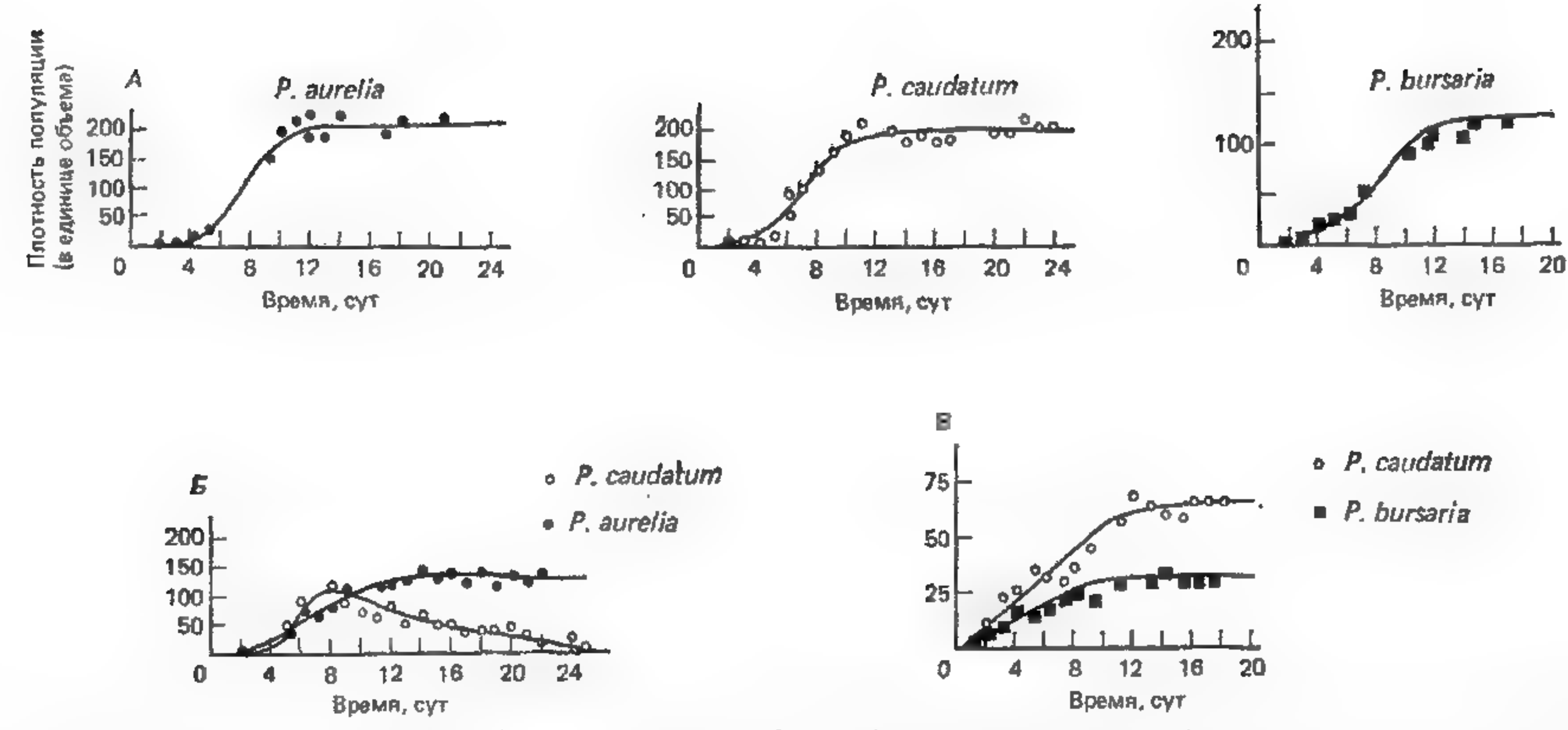


Рис. 7.2. Конкуренция у *Paramecium*. *А*. В монокультуре *P. aurelia*, *P. caudatum* и *P. bursaria* размножаются и поддерживают постоянную численность популяции. *Б*. При совместном выращивании *P. aurelia* вытесняет *P. caudatum*. *В*. При совместном выращивании *P. caudatum* и *P. bursaria* сосуществуют, но при более низких уровнях плотности, чем в монокультуре. (Данные из работы Gause, 1934; по Clapham, 1973.)

Когда Гаузе помещал *Paramecium aurelia* и *P. caudatum* в одну пробирку, численность *P. caudatum* всегда снижалась вплоть до полного вымирания; победителем оказывалась *P. aurelia* (рис. 7.2, *Б*). В обычных условиях *P. caudatum* не могла бы погибнуть от голода так быстро как показывает кривая вымирания на рисунке, но в ходе эксперимента Гаузе ежедневно изымал 10% среды вместе с содержавшимися в ней инфузориями. *P. aurelia* при этом успешно конкурировала, потому что около положения стабильной численности популяции, она все еще увеличивалась на 10% в сутки (популяция еще могла противодействовать искусственной смертности), тогда как прирост численности в популяции *P. caudatum* составлял только 1,5% в сутки (Williamson, 1972).

Напротив, когда вместе выращивали *P. aurelia* и *P. bursaria*, ни один из видов полностью не вымирал. Они сосуществовали друг с другом, но установившиеся на постоянном уровне величины плотности были гораздо ниже, чем в монокультурах (рис. 7.2, *В*). Из этого следует, что между сосуществующими видами все же происходила конкуренция. Однако, более тщательное изучение выявило следующее: обитая совместно в одной и той же пробирке, инфузории подобно морским желудям были пространственно разобщены. *P. aurelia* держались в толще культуральной среды и питались бактериями, тогда как *P. bursaria* концентрировались у дна пробирок, потребляя дрожжевые клетки.

7.2.5. Конкуренция между диатомовыми водорослями

Последний пример мы взяли из работы Тилмана и его коллег (Tilman et al., 1981), которые изучали конкуренцию между двумя видами пресноводных диатомей: *Asterionella formosa* и *Synedra ulna*. Это лабораторное исследование замечательно тем, что в ходе его одновременно с регистрацией плотности популяции оценивалось воздействие вида на лимитирующий ресурс. Обоим видам водорослей для построения клеточных стенок необходим кремний. Если один из видов содержали как монокультуру в среде с постоянным притоком ресурса, то численность этого вида достигала стабильной предельной плотности насыщения, а концентрация кремния поддерживалась на постоянном низком уровне (рис. 7.3, *А* и *Б*). Другими словами, клетки диатомей поглощали кремний и, эксплуатируя этот ресурс, поддерживали его концентрацию на низком уровне. *Synedra*, однако, снижала концентрацию кремния до более низкого уровня, чем *Asterionella*. Таким образом, когда два вида выращивали совместно, *Synedra* поддерживала концентрацию на таком уровне, который был слишком низким для выживания и раз-

множения *Asterionella*. Поэтому *Synedra*, конкурируя за кремний с *Asterionella*, вытесняла эту последнюю из смешанной культуры (рис. 7.3, *В*).

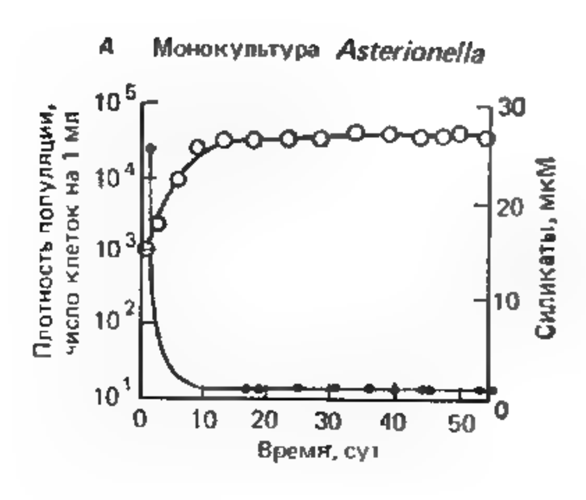
7.3. Некоторые общие черты межвидовой конкуренции

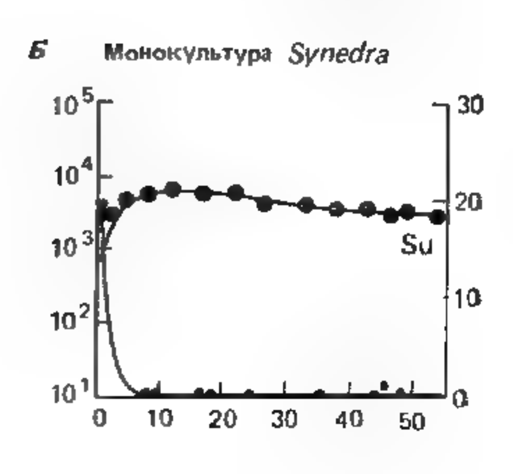
Интерференция и эксплуатация. — Межвидовая конкуренция часто сильно асимметрична. — Конкуренция за один ресурс влияет на конкуренцию за другие ресурсы: конкуренция побегов и конкуренция корней.

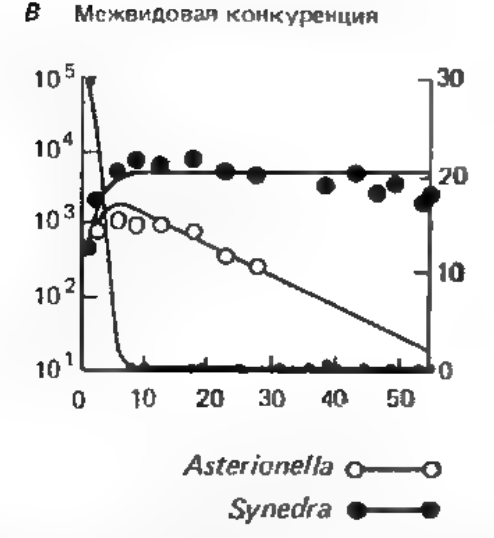
Все пять рассмотренных примеров показывают, что особи разных видов могут находиться в конкурентных отношениях. В этом нет ничего удивительного. Результаты изучения саламандр и морских желудей также показали, что в природе действительно разные виды конкурируют друг с другом (т. е. в популяциях наблюдалось заметное снижение численности и(или) плодовитости и(или) выживаемости). Кроме того, конкурирующие виды могут исключать один другого из определенных местообитаний, т. е. они не могут сосуществовать (как в случаях с подмаренниками, диатомовыми водорослями и первой парой видов *Paramecium* или же они могут сосуществовать (как саламандры), но при этом по-видимому, несколько по-разному используют ресурсы среды (например, морские желуди и вторая пара видов *Paramecium*).

Межвидовую конкуренцию, так же как и внутривидовую можно разделить на 2 основных типа — интерференцию и эксплуатацию, хотя в любом конкретном взаимодействии можно выявить элементы и того, и другого типа. В случае эксплуатационной конкуренции особи взаимодействуют друг с другом косвенно, реагируя на количество ресурса, пониженное вследствие активности конкурентов. Пример такого взаимодействия дают эксперименты Тилмана и его коллег на диатомовых водорослях. Когда межвидовая конкуренция основана на использовании общего ресурса, то один вид потребляет этот ресурс и уменьшает его количество до такого уровня, при котором скорость роста, размножения или выживаемость другого вида снижается. Морские желуди, которых изучал Коннелл, напротив, дают нам хороший пример интерференционной конкуренции. *Balanus*, в частности, прямо и физически препятствует закреплению *Chthamalus* на ограниченных участках каменистого субстрата.

Другим важным моментом является то, что межвидовая конкуренция (подобно внутривидовой) часто бывает сильно асимметричной, т. е. ее последствия не одинаковы для обоих видов. Например, в случае, исследованном Коннеллом, *Balanus* вытеснял *Chthamalis* из зоны возможного сосуществования; но







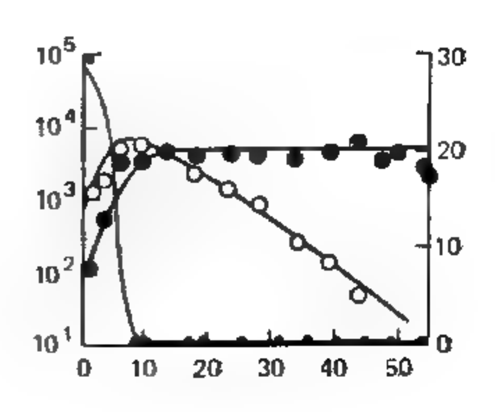


Рис. 7.3. Конкуренция у диатомовых водорослей. *А*. При выращивании в монокультуре *Asterionella formosa* выходит на постоянный уровень плотности и поддерживает концентрацию ресурса (силиката) на постоянном низком уровне. *Б*. При выращивании в монокультуре *Synedra ulna* ведет себя сходным образом, но поддерживает концентрацию силиката на еще более низком уровне. *В*. При совместном культивировании (в двух повторностях) *Synedra* вытесняет *Asterionella*. (По Tilman et al., 1981.)

любое воздействие *Chthamalus* на *Balanus* было незначительным; распространение *Balanus* ограничено его собственной чувствительностью к обсыханию. Очень похожий случай описали Грейс и Ветцель в шт. Мичиган (Grace, Wetzel, 1981). В прудах, где изучали два вида рогоза, один из видов, *Typha latifolia*, рос в основном на мелководье: тогда как другой вид, *Typha angustifolia* встречался на более глубоководных участках (рис. 7.4). В экспериментах было установлено, что *T. latifolia* обычно вытесняет с мелководья *T. angustifolia*, а распределение *T. latifolia* не зависит от конкуренции с *T. angustifolia*.

Широкий обзор опубликованных работ по изучению межвидовой конкуренции у насекомых в естественных условиях сделали Лоутон и Хассел (Lawton, Hassel, 1981). Они установили, что случаи асимметричной конкуренции (где один вид влияет

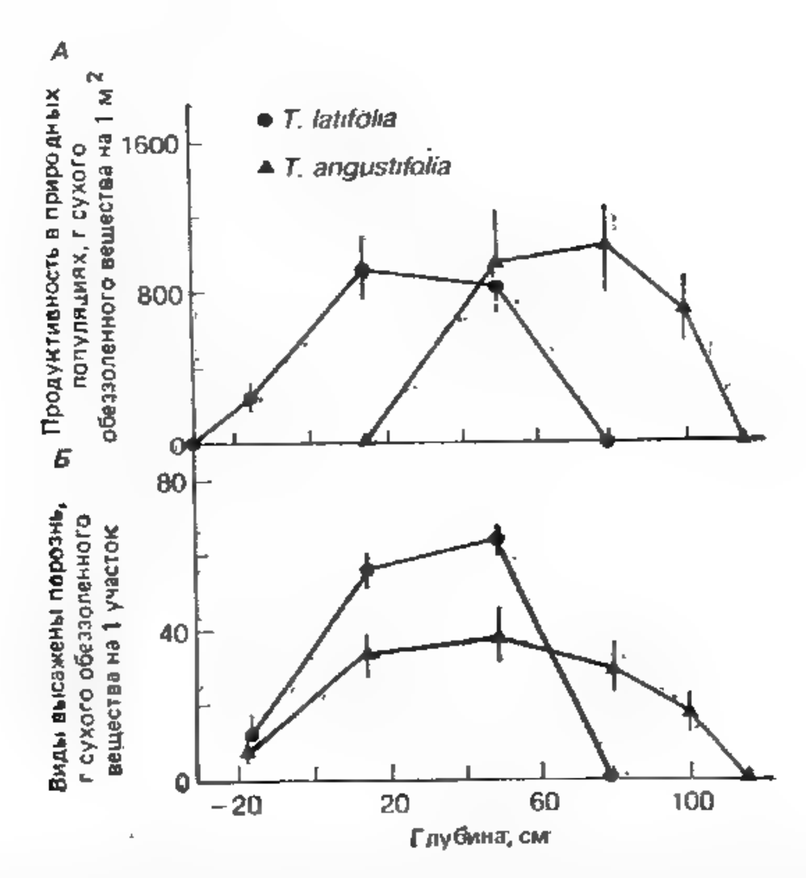


Рис. 7.4. Асимметричная конкуренция между видами рогоза. *А*. Природное размещение сосуществующих популяций *Typha latifolia* (на мелководье) и *T. angustifolia* (на большей глубине). *Б*. При одиночном выращивании *T. angustifolia* растет в гораздо более широком диапазоне глубин (вероятно, этот вид обычно вытесняется с мелководья), но *T. latifolia* растет в том же диапазоне глубин, что и в условиях конкуренции. (По Grace, Wetzel, 1981.)

на другой очень слабо или не влияет вовсе) в два раза более многочисленны, чем случаи симметричных взаимодействий. Взаимодействие, при котором один вид неблагоприятно влияет на другой, но этот другой, в свою очередь, не оказывает никакого влияния на первый, обычно называют *аменсализмом*. Под это определение практически подходят все случаи, в которых асимметрия межвидовой конкуренции сильно выражена. Вместе с тем, относя эти случаи к аменсализму, а не к конкуренции, мы игнорируем их неразрывную связь с более симметричными случаями межвидовой конкуренции. Джексон (Jackson, 1979), например, изучал очень ярко выраженную «конкуренцию через обрастание», которая наблюдается среди видов мшанок (колониальные животные), живущих на нижней поверхности кораллов у побережья Ямайки (конкуренция через обрастание обычно очень широко распространена среди прикрепленных морских организмов). Он обнаружил, что для парных взаимодействий среди семи наиболее часто конкурирующих видов «процент победителей» изменяется более или менее непрерывно от 50 (симметричная конкуренция) до 100%.

Наконец, следует отметить, что конкурирующим за один ресурс особям часто приходится использовать другой лимити-

рованный ресурс. Басс (Buss, 1979), например, показал, что во взаимодействиях мшанок по типу «обрастания» существует, по-видимому, взаимозависимость конкуренции за пространство и за пищу. Когда колония одного вида соприкасается с колонией другого вида, она нарушает структуру течений, которые создаются каждой колонией и несут к ней частицы пищи; в свою очередь та колония, поступление пищи к которой ограничено, имеет худшие возможности конкурировать за пространство (разрастаться и занимать площадь). Сходные примеры обнаружены у имеющих корни растений. Предположим, что «агрессивный» вид внедряется в крону «подавляемого» вида и затеняет его. Угнетенный вид будет страдать от недостатка получаемой солнечной энергии, что приведет к снижению скорости роста его корней, вследствие чего растение будет хуже использовать запасы воды и питательных веществ в почве. Это повлечет за собой снижение скорости роста его корней и листьев. Таким образом, когда конкурируют виды растений, то эффект конкуренции передается от корней к побегам и в обратном направлении. Ряд исследователей делали попытки разделить эффекты надземного (конкуренция побегов) и подземного (конкуренция корней) взаимодействия в экспериментах с двумя видами, которые выращивались в разных условиях: *а*) поодиночке, *б*) совместно; *в*) в одном объеме почвы, но с изолированными надземными частями; и *г*) в отдельных объемах, но с контактирующими кронами. Одним из примеров может служить работа Гроувса и Уильямса (Growes, Williams, 1975) с клевером подземным (*Trifolium subterraneum*) и хондриллой ситниковидной (*Chondrilla juncea*). Клевер в любой ситуации не испытывал заметного влияния (еще один пример асимметричной конкуренции). Однако, как видно из рис. 7.5, хондрилла ситниковидная подвергалась воздействию конкурента как при контакте корневых систем (сухая масса растений снижалась до 65% от контрольного значения), так и при контакте только между надземными частями (47% от контроля). При полностью совместном выращивании эффект умножался (0,65×0,47=0,306, т. е. 30,6%; что очень близко к снижению до 31%, полученному в опыте). Очевидно, что на рост растений большое влияние оказывает как надземная, так и подземная конкуренция.

Результаты экспериментов, подобных тем, что рассмотрены выше, подводят нас к наиболее важному в изучении межвидовой конкуренции вопросу: в каких условиях возможно сосуществование конкурирующих видов и какие условия приводят к конкурентному исключению? Математические модели позволяют глубже проникнуть в сущность этого вопроса; они, наряду с результатами наиболее важных лабораторных и полевых исследований, будут обсуждаться в следующем разделе. Рассмотрение других важных вопросов, а именно насколько распростра-

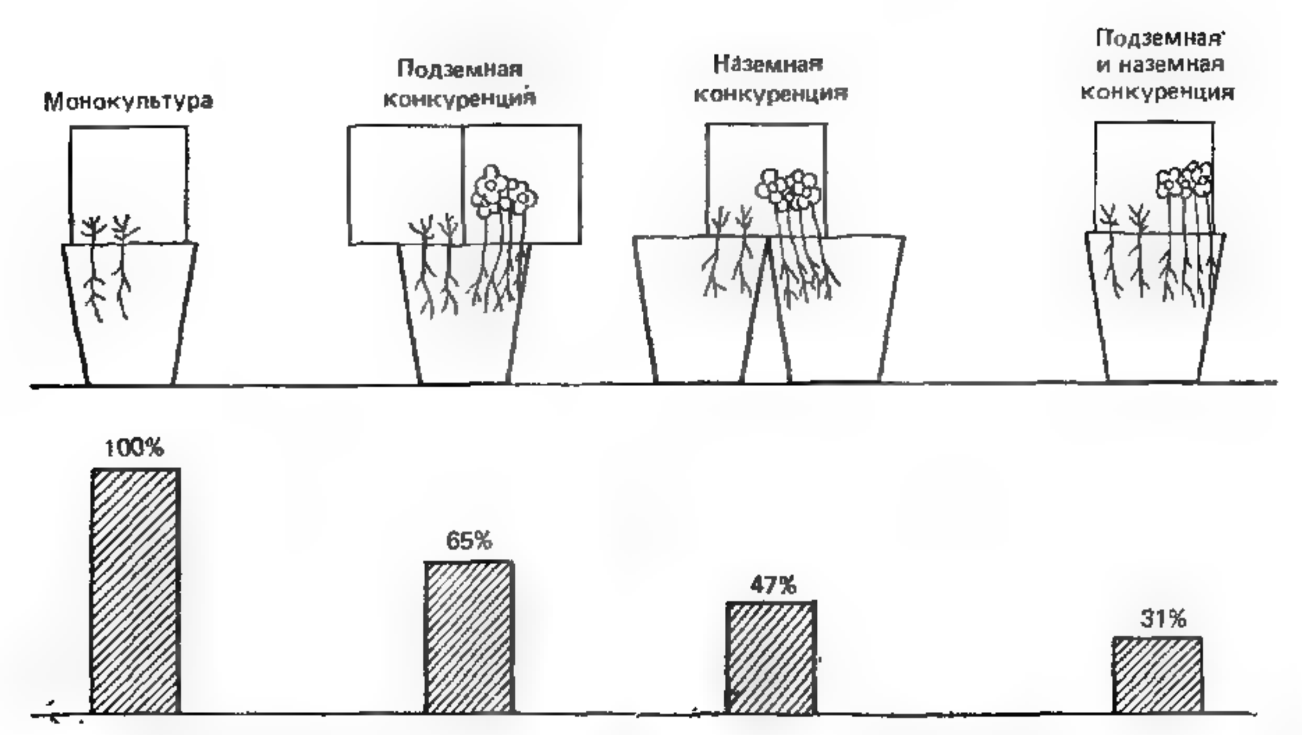


Рис. 7.5. Подземная и надземная конкуренция между клевером подземным (*Trifolium subterraneum*) и хондриллой ситниковидной (*Chondrilla juncea*). *Вверху* — применявшиеся экспериментальные приспособления; *внизу* — сухая масса хондриллы ситниковидной в процентах от массы растений, выращенных в монокультуре. (По Groves, Williams, 1975.)

нена межвидовая конкуренция в природе и какие виды являются потенциальными конкурентами, мы изложим в последней части книги (гл. 18).

7.4. Конкурентное исключение или сосуществование?

7.4.1. Логистическая модель межвидовой конкуренции

Коэффициент конкуренции α. — Модель Лотки—Вольтерры: логистическая модель для двух видов. — Свойства модели Лотки—Вольтерры можно изучить, используя «изоклины» — Четыре возможных комбинации расположения изоклин. — Сильный межвидовой конкурент побеждает слабого межвидового конкурента. — Когда межвидовая конкуренция важнее внутривидовой, исход ее зависит от начальной плотности вида. — Когда межвидовая конкуренция слабее, чем внутривидовая, виды сосуществуют.

Модель межвидовой конкуренции, названной в честь ее авторов «моделью Лотки—Вольтерры» (Lotka, 1925; Volterra, 1926), является дальнейшим развитием *логистического уравнения*, описанного в разд. 6.9. По существу она несет в себе все недостатки логистического уравнения, но несмотря на это модель может быть пригодна для того, чтобы помочь выявить факторы, которые определяют исход конкурентного взаимодействия.

Логистическое уравнение:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \frac{(K - N)}{K}$$

содержит в скобках выражение, отражающее существование внутривидовой конкуренции. В основе модели Лотки—Вольтерры лежит замена этого выражения таким, которое отражает и внутривидовую, и межвидовую конкуренцию.

Обозначим численность популяции первого вида N_1, а численность второго — N_2. Предельную плотность насыщения и максимальную врожденную скорость роста популяций обозначим соответственно K_1, K_2, r_1 и r_2.

Предположим, что десять особей вида 2 вместе оказывают в результате конкуренции такое же ингибирующее воздействие на вид 1, как одна особь вида 1. Совместное влияние конкуренции (внутри- и межвидовой) на вид 1 будет равноценно воздействию $(N_1+N_2/10)$ особей вида 1. Константа 1/10 в данном случае называется *коэффициентом конкуренции* и обозначается через α_{12} («альфа один-два»). С помощью этого коэффициента оценивают конкурентное воздействие вида 2 *на* вид 1 в расчете на одну особь. Умножая N_2 на α_{12}, выражаем его равноценным числом особей N_1. (Обратите внимание, что $\alpha_{12}<1$ означает, что вид 2 оказывает меньшее ингибирующее влияние на вид 1, чем вид 1 на самого себя; а $\alpha_{12}>1$ означает, что ингибирующее влияние со стороны вида 2 на вид 1 выражено в большей степени, чем со стороны особей своего вида). Важнейшим преобразованием в модели представляется замена N_1 в скобках логистического уравнения на выражение, обозначающее «N_1 плюс число эквивалентов N_1», т. е.

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \frac{(K_1 - \{N_1 + \alpha_{12} \cdot N_2\})}{K_1}$$

или

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_1 \cdot N_1(K_1 - N_1 - \alpha_{12} \cdot N_2)}{K_1} \quad (7.1а)$$

и для второго вида:

$$\frac{dN_1}{dt} = \frac{r_2 \cdot N_2(K_2 - N_2 - \alpha_{21} \cdot N_1)}{K_2}. \quad (7.1б)$$

Из этих двух уравнений состоит модель Лотки—Вольтерры.

Для того чтобы исследовать свойства этой модели мы должны ответить на вопрос: когда (при каких условиях) увеличивается или уменьшается численность каждого вида? Чтобы ответить на этот вопрос необходимо построить диаграммы, на которых могут быть изображены все возможные сочетания численности вида 1 и вида 2 (т. е. все возможные комбинации N_1

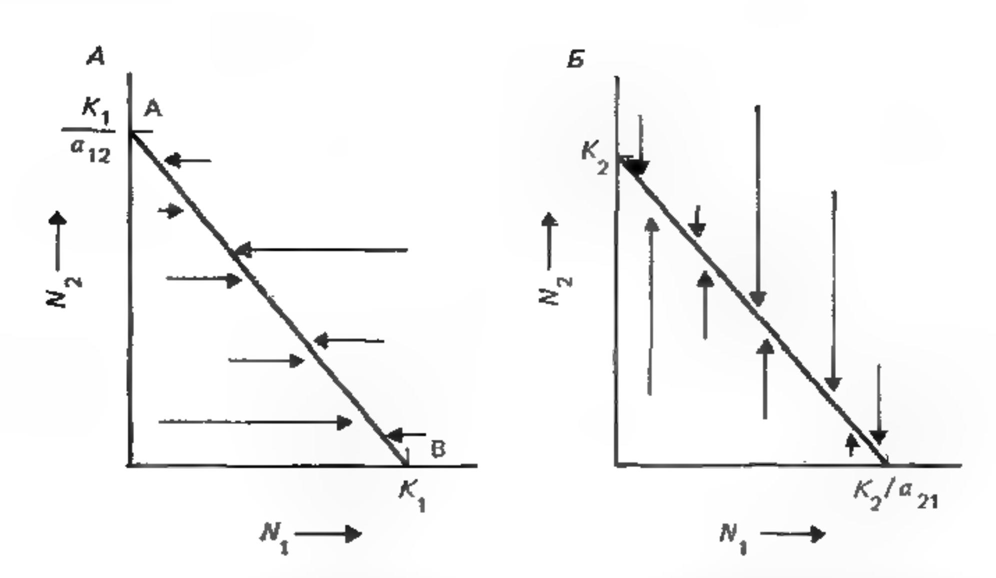


Рис. 7.6. Изоклины, полученные с помощью уравнений конкуренции Лотки—Вольтерры. *А*. Изоклина для N_1: левее и ниже изоклины численность вида 1 увеличивается, правее и выше — уменьшается. *Б*. Соответствующая изоклина для N_2.

и N_2). На таких диаграммах (рис. 7.6 и 7.8) значения N_1 отложены по горизонтальной, а N_2 — по вертикальной осям, так, что численность обоих видов снижается вниз и влево, а повышается вверх и вправо. Одни сочетания N_1 и N_2 будут вызывать увеличение численности вида 1 и(или) вида 2, тогда как другие — уменьшение численности вида 1 и (или) вида 2; кроме того, для каждого вида можно провести *изоклины* (линии, вдоль которых не наблюдается ни увеличения, ни уменьшения численности), отделяющие сочетания численности, при которых наблюдается рост популяции, от тех сочетаний при которых популяция сокращается. Кроме того, если изоклину провести сначала, то по одну сторону от нее окажутся сочетания численности, которые ведут к росту, а по другую — к снижению численности популяции.

Для того чтобы провести изоклину для вида 1, мы можем воспользоваться тем, что *на* этой линии $dN_1/dt=0$ (по определению), т. е. (из уравнения 7.1а):

$$r_1 \cdot N_1 (K_1 - N_1 - \alpha_{12} \cdot N_2) - 0.$$

Это отношение справедливо, когда врожденная удельная скорость роста популяции (r_1) равна нулю и когда нулю равна численность популяции (N_1). Однако больший интерес для нас представляет ситуация, когда

$$K_1 - N_1 - \alpha_{12} \cdot N_2 = 0,$$

что можно переписать как

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12} \cdot N_2. \qquad (7.2)$$

Другими словами, в любой точке прямой, которую описывает это уравнение, $dN_1/dt=0$. Следовательно, эта линия является

изоклиной для вида 1; а поскольку эта линия представляет собой прямую, то ее можно провести, определив всего две точки и затем соединив их. Так, в уравнении 7.2

при $N_1=0$, $N_2=\frac{K_1}{\alpha_{12}}$ (точка А, рис. 7.6, *А*),

при $N_2=0$, $N_1=K_1$ (точка В, рис. 7.6, *А*);

соединяя эти точки, получим изоклину для вида 1. Вниз и влево от этой линии численность обоих видов относительно невелика и вид 1, испытывая слабую конкуренцию, увеличивает свою численность (стрелки направлены слева направо, N_1 на горизонтальной оси). Вверх и вправо от линии общая численность высока и численность вида 1 снижается (стрелки направлены справа налево). Таким же способом определим условия (показано на рис. 7.6, *Б*), которые приводят к увеличению и уменьшению численности вида 2; сочетания численности конкурирующих видов разделены изоклиной вида 2, а стрелки, как и ось N_2, направлены вдоль вертикали.

И, наконец, для того чтобы в этой модели определить исход конкуренции, необходимо объединить рис. 7.6, *А* и 7.6, *Б*, что даст возможность одновременно предсказывать поведение обеих популяций. Прежде чем это сделать, заметим, что стрелки на рис. 7.6 по сути являются векторами с соответствующим численным значением и направлением, и, для того чтобы определить поведение N_1 и N_2, следует воспользоваться обычными правилами сложения векторов (см. рис. 7.7).

На рис. 7.8, *А—Г* показано, что существуют четыре различных комбинации расположения изоклин относительно друг друга и в каждом случае исход конкуренции будет различным. Эти разные ситуации можно определить и различать по параметрам изоклин. Например, на рис. 7.8, *А*:

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \text{ и } K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}},$$

т. е. $$K_1 > K_2 \cdot \alpha_{12} \quad \text{и} \quad K_1 \cdot \alpha_{21} > K_2.$$

Первое неравенство показывает, что ингибирующее влияние внутривидовой конкуренции выражено сильнее, чем межвидовое воздействие вида 2 на вид 1. Второе неравенство, однако, показывает, что вид 1 может оказывать большее влияние на вид 2, чем последний сам на себя. Таким образом, вид 1 является более сильным конкурентом в межвидовой борьбе, чем вид 2; и, как показывают векторы на рис. 7.8, *А*, вид 1 приводит вид 2 к вымиранию, а сам достигает предельной плотности насыщения. На рис. 7.8, *Б* показана противоположная ситуация. Таким образом, на рис. 7.8, *А* и 7.8, *Б* приведены случаи с такими условиями, что один из видов неизбежно вытесняет другой.

На рис. 7.8, *В*:

$$K_2 > \frac{K_1}{\alpha_{12}} \text{ и } K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}},$$

т. е. $$K_2 \cdot \alpha_{12} > K_1 \text{ и } K_1 \cdot \alpha_{21} > K_2.$$

В этом случае оба вида сильнее влияют на конкурента, чем сами страдают от внутривидовой конкуренции Такое может быть, например, если каждый вид выделяет вещество, ядовитое для конкурента, но безвредное для самого себя, или же когда каждый вид в большей степени ведет себя агрессивно по отношению к особям другого вида (или даже охотится на них), чем к особям своего. Следствием этого, как видно из диаграммы, является неустойчивая равновесная комбинация из N_1 и N_2 (где изоклины пересекаются) и две устойчивые точки. В первой из этих устойчивых точек численность вида 1 достигает предельной, а вид 2 вымирает; во второй точке ситуация противоположна. Исход конкуренции, который будет достигнут в действительности, зависит от величин начальной плотности: вид, который имеет преимущество вначале, будет вытеснять конкурента до полного исчезновения.

Наконец, из рис. 7.8, *Г*

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \text{ и } \frac{K_2}{\alpha_{21}} > K_1,$$

т. е. $$K_1 > K_2 \cdot \alpha_{12} \text{ и } K_2 > K_1 \cdot \alpha_{21}.$$

В этом случае оба вида в меньшей степени влияют на конкурента, чем на особей своего вида. Это можно выразить таким образом: $\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} < 1$, что в самых общих чертах соответствует ситуациям, в которых межвидовая конкуренция выражена слабее, чем внутривидовая. В результате, как видно из рис. 7.8, *Г*, существует устойчивое равновесное сочетание двух видов, к которому при разных сочетаниях численности стремятся обе популяции.



Рис. 7.7. Сложение векторов. Если численность видов 1 и 2 увеличивается, как показано векторами N_1 и N_2, то возрастание численности объединенной популяции задается вектором, который представляет собой диагональ прямоугольника, образованного векторами N_1 и N_2.

Следовательно, в целом на модели Лотки—Вольтерры, описывающей межвидовую конкуренцию, можно получить несколько исходов: безусловное исключение одного вида другим, исключение в зависимости от соотношения величин начальной плотности и устойчивое сосуществование. Теперь наряду с результатами лабораторных и полевых исследований рассмотрим по очереди каждую из этих возмож-

ностей. Мы увидим, что каждый из трех полученных на модели исходов соответствует реальной биологической ситуации.

7.4.2. Принцип конкурентного исключения

Фундаментальная ниша и реализованная ниша. — Вид, лишенный конкурентом реализованной ниши, вымирает. — У сосуществующих конкурентов часто наблюдается разделение реализованных ниш. — Принцип конкурентного исключения. — Методологические трудности, возникающие при попытке доказать этот принцип и особенно при попытке опровергнуть *его. — Разделение ниш и межвидовая конкуренция: процессы, которые не всегда связаны.*

Рис. 7.8, *А* и *Б* иллюстрируют те случаи, в которых сильный конкурент неизменно побеждает более слабого. Эту ситуацию полезно рассмотреть с точки зрения теории экологической ниши (разд. 2.12 и 3.7). Вспомним, что в отсутствие конкурентов другого вида экологическая ниша представляет собой *фундаментальную нишу* (определенную сочетанием условий и ресурсов, позволяющим виду поддерживать жизнеспособную популяцию). Однако в присутствии конкурентов виду приходится довольствоваться *реализованной* нишей, конкретные свойства которой определяются конкурирующими видами. Это различие подчеркивает, что межвидовая конкуренция приводит к снижению плодовитости и жизнеспособности и что в фундаментальной экологической нише может быть такая часть, занимая которую вид в результате межвидовой конкуренции не в состоянии больше жить и успешно размножаться. Эта часть фундаментальной ниши вида отсутствует в его реализованной нише. Возвращаясь к рис. 7.8, *А* и *Б*, мы, таким образом, можем сказать, что, конкурируя с более сильным видом, слабый конкурент утрачивает свою реализованную нишу. Обсуждавшиеся до этого примеры межвидовой конкуренции теперь могут быть рассмотрены в рамках понятия экологической ниши.

В случае с разными видами диатомовых водорослей, которые изучал Тилман и его коллеги, фундаментальные ниши обоих видов обеспечивались режимом культивирования (в монокультуре каждый вид бурно развивался). Когда же *Synedra* и *Asterionella* оказывались в одной пробирке и конкурировали, то *Synedra* имела реализованную нишу, а *Asterionella* — нет: в итоге произошло конкурентное исключение *Asterionella*. Такой же результат был получен и в опытах Гаузе, когда конкурировали *P. aurelia* и *P. caudatum*; *P. caudatum* лишалась реализованной ниши и вытеснялась в конкурентной борьбе *P. aurelia*. Вместе с тем, когда конкурировали *P. aurelia* и *P. bursaria*,

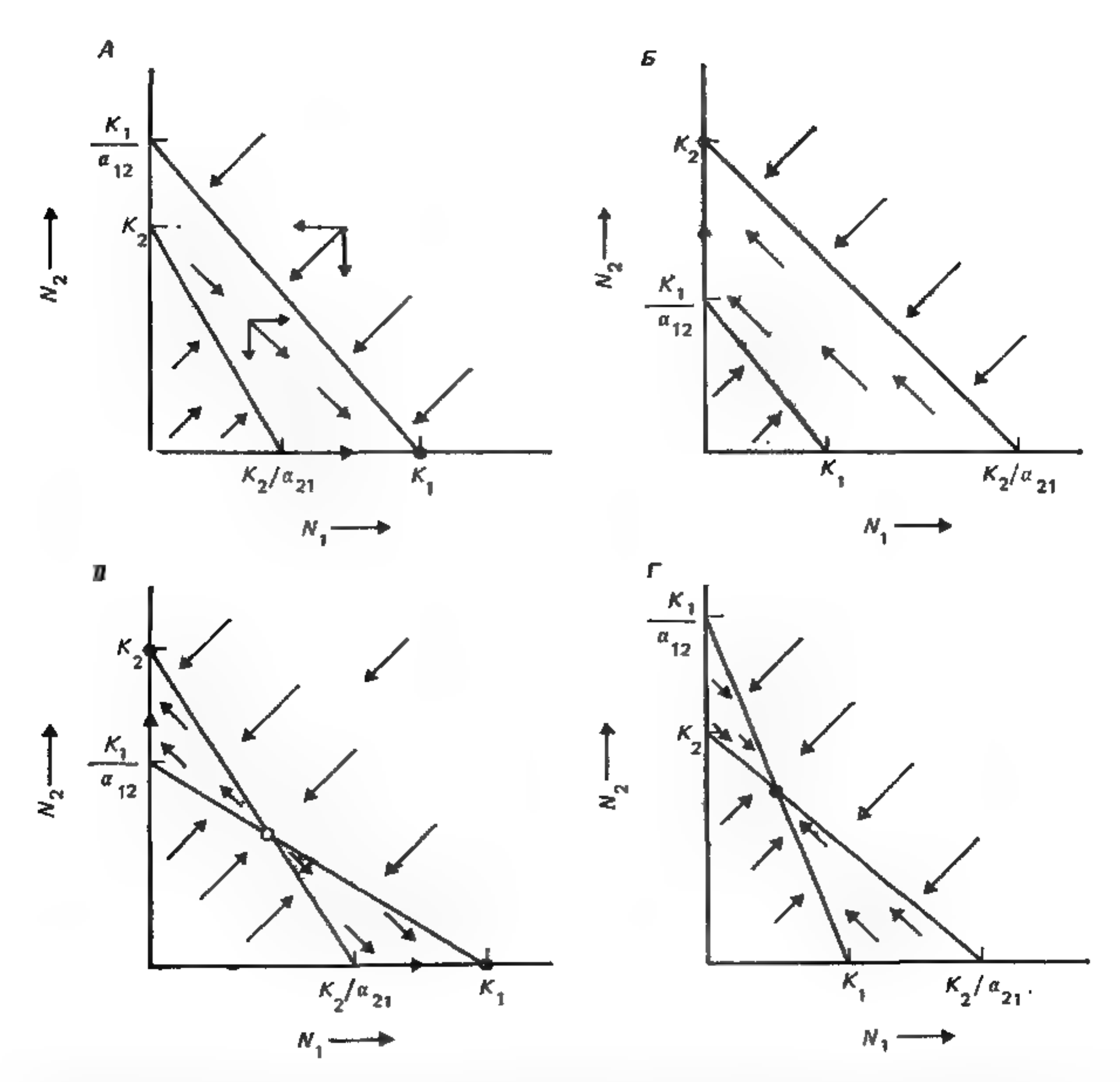


Рис. 7.8. Результаты конкуренции, полученные с помощью уравнений Лотки—Вольтерры для четырех возможных вариантов расположения изоклин для N_1 и N_2. Векторы в большинстве случаев относятся к общей численности популяций и получены, как показано на рис. *А*. Черными кружками показаны точки устойчивого равновесия. Белый кружок на рис. *В* — точка неустойчивого равновесия. Более подробное обсуждение см. в тексте.

каждый вид имел реализованную нишу, заметно отличающуюся от ниши другого: *P. aurelia* находилась в толще среды и питалась взвешенными бактериями, а *P. bursaria* потребляла дрожжевые клетки на дне пробирки. Следовательно, их сосуществование было связано с дифференциацией реализованных ниш или «разделением ресурсов».

В экспериментах, проводившихся Тенсли на видах *Galium*, фундаментальная ниша обоих видов включала как кислые, так и щелочные почвы. Однако когда виды конкурировали, то реализованная ниша *G. hercynicum* ограничивалась кислыми почвами, а *G. pumilum* — щелочными; иными словами, наблюдалось обоюдное конкурентное исключение. Ни в одном из место-

обитаний не происходило дифференциации ниш, и ни в одном из них виды не могли сосуществовать.

У морских желудей, изученных Коннеллом, фундаментальная ниша *Chthamalus* простиралась вниз в зону обитания *Balanus*; но конкуренция со стороны *Balanus* ограничивала распространение *Chthamalus* пределами реализованной ниши в верхней части побережья. Другими словами, *Balanus* в результате конкуренции вытеснял *Chthamalus* из нижней зоны; что же касается самого *Balanus*, то даже его фундаментальная ниша не включала в себя зону обитания *Chthamalus*, а выживать в верхней зоне даже в отсутствие *Chthamalus* ему не позволяла чувствительность к обсыханию. Следовательно, сосуществование этих видов в общем также было связано с дифференциацией реализованных ниш. Закономерность, которая проявилась при обсуждении этих примеров, была обнаружена также во многих других случаях, что позволило возвести ее в статус принципа, получившего название «принцип конкурентного исключения, или принцип Гаузе». Его можно сформулировать следующим образом: «Если два *конкурирующих* вида сосуществуют в стабильных условиях, то это происходит благодаря дифференциации ниш, т. е. разделения реализованных ниш этих видов; если, однако, такой дифференциации не происходит или если ей препятствуют условия среды, то один из конкурирующих видов будет истреблен или вытеснен другим; такое вытеснение наблюдается тогда, когда реализованная ниша более сильного конкурента полностью перекрывает те части фундаментальной ниши более слабого конкурента, которые имеются в данном местообитании».

Однако, желая выяснить, работает ли принцип конкурентного исключения в какой-либо конкретной ситуации, мы можем столкнуться с очень серьезной методологической проблемой. Рассмотрим, например, случай с саламандрами из работы Хейрстона. Два вида конкурируют и сосуществуют; в соответствии с принципом конкурентного исключения можно предполагать, что это происходит вследствие разделения ниш. Это вполне правдоподобное предположение, но, до тех пор пока такое разделение не обнаружено или не подтверждено, что оно снимает напряжение межвидовой конкуренции, оно остается не более чем предположением. Таким образом, когда мы наблюдаем сосуществование двух конкурентов, часто бывает трудно установить, что их ниши разделены, и *невозможно* доказать обратное. Если экологу не удается обнаружить разделение ниш, то это может просто означать, что он искал его не там или не так. Принцип конкурентного исключения получил широкое признание *а*) из-за многочисленности подтверждающих его фактов; *б*) потому что интуитивно он представляется верным и *в*) в его пользу свидетельствуют теоретические предпосылки (модель

Лотки—Вольтерры). Однако при этом всегда будут оставаться такие случаи, в которых его невозможно проверить. Кроме того, как станет ясно из разд. 7.6, существует много других случаев, в которых принцип Гаузе просто неприменим. Короче говоря, межвидовая конкуренция представляет собой процесс, нередко связанный с определенным явлением — разделением ниш; но это явление может быть обусловлено другими процессами, а межвидовая конкуренция не обязательно приводит к разделению ниш.

7.4.3. Взаимный антагонизм

Хищничество у мучных хрущаков. — Аллелопатия у растений. — Взаимный антагонизм: зависимость исхода от достигнутой плотности.

На рис. 7.8, *В*, полученном на основе модели Лотки—Вольтерры, изображена ситуация, когда для обоих видов межвидовая конкуренция выражена сильнее, чем внутривидовая. Такой случай известен как взаимный антагонизм.

Крайним выражением такой ситуации может служить пример из работы Парка (Park, 1962), который использовал два вида мучных хрущаков: *Tribolium confusum* и *Tribolium castaneum*. Эксперименты Парка сороковых, пятидесятых и шестидесятых годов принадлежат к числу работ, оказавших наибольшее влияние на формирование представлений о межвидовой конкуренции. Жуков содержали в ящиках с мукой в условиях, включающих фундаментальные, а часто и реализованные ниши для яиц, личинок, куколок и взрослых особей обоих видов. В опытах несомненно имело место использование общего ресурса и тем и другим видами и разными возрастными стадиями; но в данном случае нас больше всего интересует вполне определенный аспект результатов, полученных Парком. Жуки поедали друг друга. Личинки и взрослые особи поедали яйца и куколок, уничтожая при этом особей как своего, так и чужого вида. Наблюдавшиеся варианты этих отношений представлены в табл. 7.1 (по Park et al., 1965). Важно отметить, что жуки обоих видов в целом поедали больше особей из популяции конкурента, чем из своей собственной. Итак, основным механизмом во взаимодействии этих конкурирующих видов было обоюдное хищничество (т. е. взаимный антагонизм), и поэтому легко видеть, что оба вида в большей степени подвергались влиянию межвидовой, чем внутривидовой конкуренции. Обоюдная открытая агрессивность (или даже обоюдное хищничество), по-видимому, является наиболее обычной формой взаимного антагонизма между конкурирующими видами животных. Взаимный антагонизм среди растений, как это часто утверждают, проявляется в выделении химических веществ, которые ядовиты для другого

Таблица 7.1. Обоюдное хищничество (форма взаимного антагонизма) между двумя видами мучных хрущаков *Tribolium confusum* и *T. castaneum*. Взрослые особи и личинки поедают яйца и куколок. В отдельных случаях и в целом указано предпочтение каждого вида, проявляемое к жертвам своего или другого вида. Межвидовая конкуренция более выражена, чем внутривидовая. (По Park et al., 1965.)

	«Хищник»	«проявляет предпочтение к...»
Взрослые поедают яйца	*confusum* *castaneum*	*confusum* *confusum*
Взрослые поедают куколок	*confusum* *castaneum*	*castaneum* *confusum*
Личинки поедают куколок	*confusum* *castaneum*	*castaneum* *castaneum*
Личинки поедают яйца	*confusum* *castaneum*	*castaneum* *confusum*
В целом	*confusum* *castaneum*	*castaneum* *confusum*

вида и безвредны для выделяющего их растения (явление, известное под названием *аллелопатия*). Несомненно, что вещества с такими свойствами можно выделить из растений, однако неясно, играют ли они какую-либо роль во взаимодействиях, происходящих в природных условиях. Эти проблемы рассмотрены в работе Харпера (Harper, 1977).

Ситуация, представленная на рис. 7.8, *В* (модель Лотки—Вольтерры), позволяет предположить, что последствия взаимных антагонистических отношений по существу не зависят от конкретного механизма их действия. Поскольку влияние межвидовой конкуренции на конкурирующие виды сильнее, чем влияние внутривидовой конкуренции, исход конкурентной борьбы в значительной степени определяется относительным обилием конкурентов. Межвидовая агрессия, которая исходит от малочисленного конкурента, будет относительно слабо влиять на многочисленный вид; но агрессивное поведение преобладающего по численности вида может легко привести немногочисленный вид к локальному вымиранию. Кроме того, если соотношение численности конкурирующих видов очень точно сбалансировано, то, для того чтобы преимущество перешло от одного вида к другому, достаточно небольшого изменения относительного обилия. В таком случае исход конкуренции будет непредсказуемым; любой из двух видов в зависимости от исходной плотности или плотности, которой он достиг, может вытеснить конкурента. Из табл. 7.2, где приведены результаты опытов Парка на мучных хрущаках (Park, 1954), видно, что такая си-

Таблица 7.2. Конкуренция между *Tribolium confusum* и *T. castaneum* в разных условиях среды. Один из видов всегда элиминируется, и исход конкуренции зависит от условий («климата»), в которых содержатся жуки, но тем не менее исход чаще оказывается случайным, а не детерминированным. (По Park, 1954.)

«Климат»	Процент побед	
	confusum	*castaneum*
Жаркий влажный	0	100
Умеренный влажный	14	86
Холодный влажный	71	29
Жаркий сухой	90	10
Умеренный сухой	87	13
Холодный сухой	100	0

туация действительно может иметь место. Выживал всегда только один из видов, и равновесие между конкурентами изменялось в зависимости от «климатических» условий. Тем не менее при всех промежуточных вариантах условий среды *исход конкуренции был скорее случайным, чем детерминированным*. Даже заведомо менее конкурентоспособный вид может порой достичь такой численности, при которой он вытеснит своего конкурента.

7.5. Сосуществование вследствие разделения ниш: гипотеза лимитирующего сходства

Какова степень разделения ниш между сосуществующими конкурентами? — Создание простых моделей позволяет получить ответ на этот вопрос. — Сосуществование с минимальным перекрыванием ниш возможно, но только в строго ограниченных условиях. — Модель предполагает, что отношение d/w должно быть примерно равно единице или немного больше ее. — Модель может быть «ошибочной» в деталях, но принципиально верной.

Устойчивое сосуществование конкурентов, согласно модели Лотки—Вольтерры, должно быть связано с условием

$$\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} < 1,$$

т. е. с ситуацией, в которой межвидовая конкуренция слабее, чем внутривидовая. Очевидно, что разделение ниш будет вести к преобладанию внутривидовых конкурентных взаимодействий над межвидовыми, а из модели Лотки—Вольтерры следует, что *любое* разделение ниш будет способствовать устойчивому

сосуществованию конкурентов. В самом деле, принцип конкурентного исключения в своей обычной формулировке также подразумевает это. Но верно ли такое предположение? Мы уже рассмотрели ряд примеров, когда сосуществование конкурентов связывалось с некоторым разделением экологических ниш. Но существует ли минимальный уровень разделения ниш, ниже которого устойчивое сосуществование видов невозможно? И какова должна быть степень разделения ниш? В настоящее время это — вопросы первостепенной важности при изучении межвидовой конкуренции, и, для того чтобы получить на них ответы, исследователи различным образом модифицировали и дополняли модель Лотки—Вольтерры. Доводы, приводимые Мак-Артуром и Левинсом (MacArthur, Levins, 1967), а позднее развитые Мэем (May, 1973), сводятся к следующему.

Представим, что три вида конкурируют за одномерный ресурс, характеризующийся непрерывным распределением. Хорошим примером служит распределение пищевых частиц по размерам; другими примерами могут служить также размещение пищи в лесу по ярусам растительности или содержание воды в почве вдоль градиента влажности. В такой одномерной ситуации каждый вид имеет свою собственную реализованную нишу, в пределах которой он потребляет ресурс. Кроме того, полагают, что эффективность и скорость потребления ресурса имеют самые высокие значения в центре ниши и снижаются до нуля в обоих направлениях. Экологическую нишу вида в этом случае можно изобразить в виде кривой использования ресурса (рис. 7.9, *А* и *Б*); чем больше у близких видов перекрываются кривые использования, тем сильнее эти виды конкурируют. Предположив, что кривые использования ресурса, во-первых, представляют собой «нормальные» распределения (с точки зрения статистики) и, во-вторых, что форма этих кривых у разных видов одинакова, мы можем выразить коэффициент конкуренции α (относится к обоим конкурирующим видам) следующей формулой:

$$\alpha = e^{-d^2/4 \cdot w^2},$$

где w — стандартное отклонение (приблизительно соответствует «относительной ширине») кривых, а d величина промежутка между соседними пиками. Таким образом, α очень мал, если соседние кривые сильно разобщены ($d/w \gg 1$, рис. 7.9, *А*), и приближается к единице, по мере того как кривые все больше перекрываются ($d/w < 1$, рис. 7.9, *Б*).

При каком перекрывании соседних кривых использования возможно устойчивое сосуществование видов? Очевидно, в том случае, когда перекрывание невелико (рис. 7.9, *А*), что предполагает слабую межвидовую конкуренцию и возможность сосуществования конкурентов. Вместе с тем если три ниши распо-

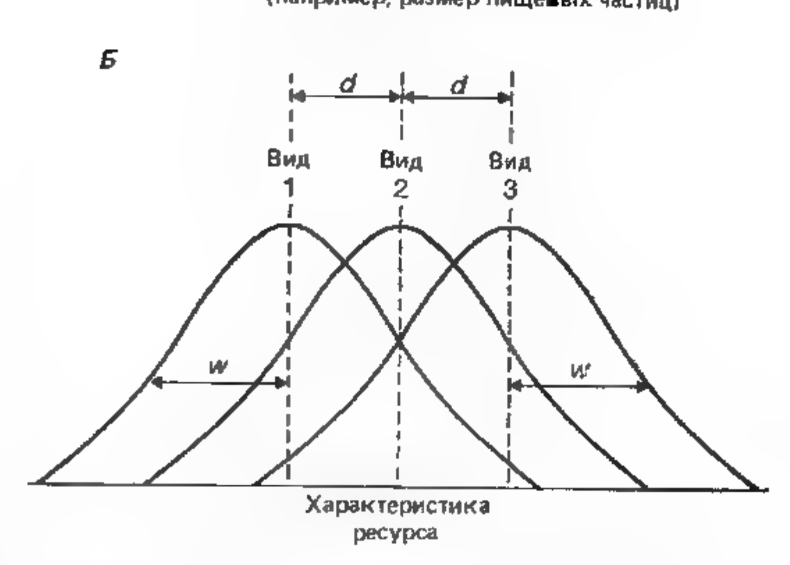


Рис. 7.9. Кривые использования ресурса для трех видов, сосуществующих в одномерном пространстве ресурса. d — расстояние между соседними максимумами; w — стандартное отклонение для кривых. *А*. Узкие ниши со слабым перекрыванием ($d>w$), т. е. межвидовая конкуренция сравнительно невелика. *Б*. Более широкие ниши с сильным перекрыванием ($d<w$), т. е. имеет место сравнительно интенсивная межвидовая конкуренция.

ложены вдоль линейного градиента ресурса с небольшим перекрыванием, то, вероятно, по крайней мере одна из ниш будет более узкой. Вследствие этого в пределах более узкой ниши (или ниш) будет происходить интенсивная *внутривидовая* конкуренция и, кроме того, в пределах потенциального ресурса будут существовать такие участки, которые, по сути дела, останутся неиспользованными ни одним из видов. Можно ожидать, что естественный отбор будет благоприятствовать увеличению степени использования этих недоиспользуемых участков, т. е. расширению ниш и, следовательно, возрастанию перекрывания ниш (т. е. кривых). Возникает вопрос: насколько?

Чтобы ответить на этот вопрос, Мак-Артур и Левинс (MacArthur, Levins, 1967) и Мэй (May, 1973) рассматривали ситуацию, в которой два крайних вида имеют одинаковую предельную плотность насыщения (K_1, характеризующую пригодность доступных ресурсов для видов 1 и 3), а между ними существует другой вид (его предельная плотность насыщения K_2). Полученные результаты представлены на рис. 7.10, из которого следует, что устойчивое сосуществование видов при различных значениях d/w связано с отношением K_1/K_2. Когда d/w мало (коэффициент α высок и виды сходны), то условия, при которых возможно сосуществование видов, очень ограничены и связаны

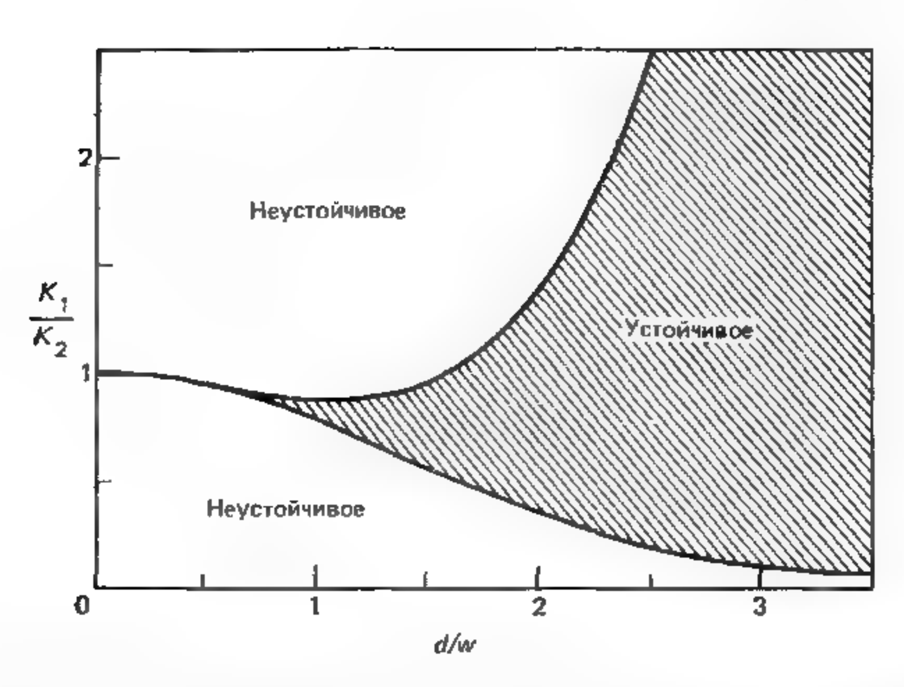


Рис. 7.10. Область благоприятных условий среды (обозначена величинами предельной плотности насыщения K_1 и K_2, где $K_1 = K_3$, при которой возможно существование равновесного сообщества из трех видов с разной степенью перекрывания ниш (d/w). (По May, 1973.)

с узким диапазоном значений K_1/K_2; когда d/w приближается к 1 и превышает ее, то возможности для совместного существования резко увеличиваются. Другими словами, при низких значениях d/w сосуществование *возможно* только в тех случаях, когда условия среды для взаимодействующих видов очень точно уравновешены. Если же среда изменчива, то условия для сосуществования еще более ограничены. Изменчивость условий среды приводит к колебаниям отношения K_1/K_2, а сосуществование возможно только тогда, когда это отношение находится в области устойчивых значений на рис. 7.10. Для низких величин d/w (близкие виды) это маловероятно даже при умеренной изменчивости среды.

Итак, высокие значения d/w допускают устойчивое сосуществование видов, но такие значения вряд ли возможны, потому что при этом возникает интенсивная внутривидовая конкуренция и недоиспользование ресурсов. При низких значениях d/w состояние равновесия слишком неустойчиво, чтобы оно могло сохраняться в реальных условиях. Поэтому, исходя из предложенной модели, можно предположить, что сосуществование конкурентов (в случае одномерного ресурса) основано на разделении ниш, при котором отношение d/w примерно равно 1 или слегка превышает ее. Ряд других теоретических подходов приводит к такому же предположению (обзор сделан в работе May, 1981b). К сожалению, однако, проверка этой гипотезы осложняется из-за двух серьезных проблем.

Первая заключается в том, что предложенная гипотеза применима только к ситуации, когда имеется простой одномерный

ресурс (что, вероятно, довольно редко) и кривые использования ресурса хотя бы примерно сходны с рассматриваемыми в модели. Конкуренция в многомерной нише и, конечно, различающиеся кривые использования (Abrams, 1976) будут приводить к тому, что устойчивое сосуществование видов будет вполне совместимо с низкими значениями d/w.

Вторая проблема связана со сбором и интерпретацией данных. В частности, существует серьезная опасность того, что при проверке прогнозов, сделанных на модели, будут отбираться только те примеры, которые эти прогнозы подтверждают, остальные же примеры будут просто-напросто не приниматься в расчет. Так, данные, полученные Мэем (May, 1973) в природных условиях и убедительно подтверждающие результаты моделирования, подверглись еще более убедительной критике со стороны Абрамса (Abrams, 1976). Чтобы доказать, что такие подтверждающие гипотезу примеры встречаются чаще, чем только в силу случайных причин, необходимы дополнительные исследования. Возможен другой подход, который позволит подтвердить, что наблюдаемые отношения между видами возникли благодаря предполагаемым процессам, а не каким-либо другим. Обсуждение этих сложных проблем мы отложим до гл. 18.

Тем не менее на данном этапе совершенно очевидно, что модель далеко не бесполезна. Она позволяет нам шагнуть дальше весьма неопределенных представлений о разделении ниш у совместно существующих конкурентов. При этом предполагается, что степень сходства конкурирующих видов должна быть ограничена и что пределы этих ограничений обусловлены, с одной стороны, балансом между интенсивностью внутривидовой конкуренции и недоиспользованием ресурсов, а с другой стороны, неустойчивостью равновесия между популяциями, которое не может поддерживаться в изменчивой реальной обстановке. Следовательно, рассмотренная модель, даже не будучи вполне точной, оказалась чрезвычайно поучительной.

7.6. Неоднородность, заселение и опережающая конкуренция

На конкуренцию часто влияют неоднородность, непостоянство или непредсказуемость окружающей среды.

Пришло время сделать одно весьма существенное замечание. До сих пор в этой главе подразумевалось, что условия среды достаточно постоянны и исход конкуренции должен определяться возможностями конкурирующих видов. В действительности такие условия встречаются далеко не часто. Среда обитания обычно состоит из отдельных участков («пятен») с благоприят-

ными и неблагоприятными условиями; эти пятна нередко доступны лишь временно, и возникают они непредсказуемо как во времени, так и в пространстве. Межвидовая конкуренция, даже когда она возникает, не обязательно продолжается до своего логического конца. Конкурирующие популяции не всегда достигают равновесного состояния, а более сильные конкуренты не всегда имеют достаточно времени, чтобы вытеснить более слабого. Таким образом, не всегда бывает достаточно только понять механизм межвидовой конкуренции. Часто необходимо учитывать зависимость межвидовой конкуренции от непостоянных и непредсказуемых условий среды.

7.6.1. Непредсказуемые свободные участки: более слабый конкурент оказывается лучшим вселенцем

Существование конкурирующих друг с другом моллюсков и морской бурой водоросли.

Свободные участки или «бреши» в местообитаниях возникают непредсказуемо во многих биотопах. Пожары или оползни могут приводить к образованию пустошей в лесах; шторм может оголить открытый участок морского берега, а прожорливые хищники где угодно могут истребить потенциальных жертв. Эти освободившиеся участки неизменно заселяются вновь. Однако самыми первыми поселенцами не обязательно будут те виды, которые в течение длительного времени способны успешно конкурировать с другими видами и вытеснять их. Поэтому сосуществование преходящих и конкурентоспособных видов возможно так долго, как с подходящей частотой появляются незаселенные участки. Преходящий вид обычно первым заселяет свободный участок, осваивает его и размножается. Более конкурентоспособный вид заселяет эти участки медленно, но если заселение началось, то со временем он побеждает преходящий вид и размножается.

Примером могут служить совместно обитающие на побережье шт. Вашингтон, США, бурая водоросль *Postelsia palmaeformis* и моллюск *Mytilus californianus* (Paine, 1979). Однолетняя водоросль *Postelsia*, чтобы устойчиво существовать в данном месте, каждый год должна вырастать снова. Водоросль поселяется на голых камнях, обычно в тех местах, с которых моллюски были смыты волнами. Однако и сами моллюски медленно занимают эти освободившиеся площади, постепенно заполняя их и препятствуя тем самым вселению *Postelsia*. Пэйн обнаружил, что эти виды сосуществуют только в тех местах, где происходит относительно интенсивное образование оголенных участков (около 7% площади поверхности в год), и средняя скорость их образования год от года практически не меняется. Там, где

эта скорость была ниже или значительно колебалась во времени, пригодные для заселения каменистые участки регулярно или время от времени отсутствовали. В таких условиях происходило полное вытеснение *Postelsia.* Однако в местах сосуществования этих двух видов, несмотря на неизбежное вытеснение *Postelsia* с каждого отдельного участка, новые «бреши» образовывались достаточно часто и регулярно, поэтому в целом в данном месте существовали оба вида.

7.6.2. Непредсказуемые свободные участки: опережение при заселении пространства

Первого первым и обслуживают.

Если два вида конкурируют в исходно равных условиях, то результат обычно бывает предсказуем. Но при заселении незанятого пространства конкуренция редко бывает равноправной. Особи одного из видов имеют больше шансов первыми достичь свободного участка или вырасти из семян раньше особей другого вида. Уже этого может быть достаточно для того, чтобы успех в конкуренции сопутствовал первому виду. А если потенциальные конкуренты исходно поселились на разных свободных участках, то в таком случае, даже если бы один из видов всегда вытеснял другой при конкуренции в равных условиях, они могут сосуществовать.

На рис. 7.11, например, показаны результаты эксперимента по конкуренции между однолетними злаками *Bromus madritensis* и *Bromus rigidus,* которые совместно произрастают на пастбищах в Калифорнии (Harper, 1961). Когда оба растения высевали одновременно и в равных соотношениях, основную часть общей биомассы давал *B. rigidus.* Но если *B. rigidus* высевали позднее, то исход конкуренции решительно изменялся в пользу *B. madritensis.* Учитывая это, было бы совершенно неверно считать, что исход конкуренции всегда определяется врожденной конкурентоспособностью взаимодействующих видов. Даже слабый конкурент может вытеснить своего более сильного соперника, имея достаточное преимущество вначале. Такие отношения благоприятствуют сосуществованию видов, если в изменчивой и непредсказуемой среде происходит повторное вселение.

7.6.3. Флуктуирующая среда

«Планктонный парадокс».

В действительности равновесие между конкурирующими видами может неоднократно нарушаться и преимущество будет переходить от одного вида к другому; следовательно, сосущест-

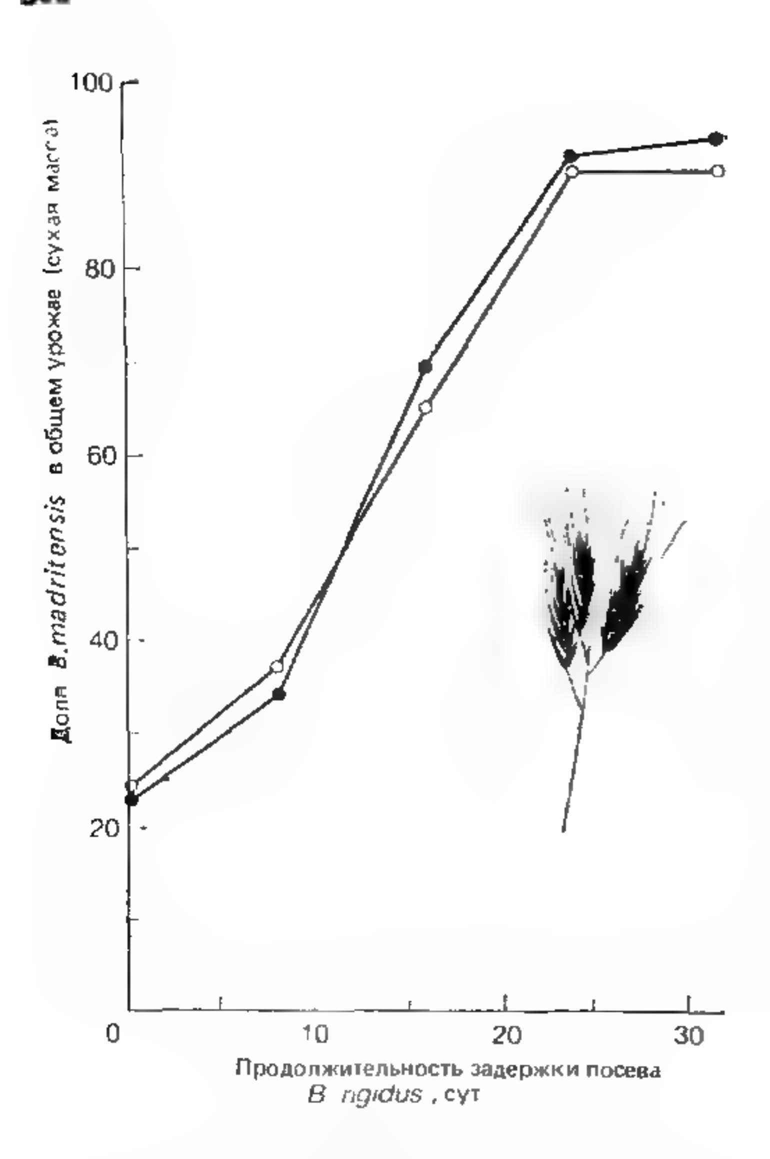


Рис. 7.11. Влияние времени посева на конкуренцию. *Bromus rigidus*, посеянный одновременно с *B. madritensis*, дает основную часть урожая. Но по мере увеличения продолжительности задержки его посева вклад *B. rigidus* снижается. Общий урожай с одного горшка не зависел от задержки посева *B. rigidus*. Черные кружки — после 126 сут роста; белые кружки — после 166 сут роста. (По Harper, 1961.)

вование возможно просто благодаря изменению условий среды. Такой аргумент использовал Хатчинсон (Hutchinson, 1961) для того, чтобы объяснить «планктонный парадокс». Парадокс этот состоит в том, что многочисленные виды планктонных организмов часто сосуществуют в простой среде, где, по-видимому, мало возможностей для разделения ниш. Хатчинсон предположил, что среда, хотя она и очень проста, постоянно претерпевает различные изменения, в частности сезонные. В любой отдельный промежуток времени условия среды могут способствовать вытеснению определенного вида, однако эти условия меняются, и еще до того, как данный вид окажется окончательно вытесненным, они могут сложиться благоприятно для его существования. Другими словами, исход конкурентных взаимодействий в равновесном состоянии может не играть решающей роли, если условия среды обычно изменяются задолго до того, как достигается равновесие. А поскольку любая среда изменчива, равновесие между конкурентами должно постоянно сдвигаться и сосуществование нередко будет наблюдаться при таком разделении ниш, при котором в стабильных условиях происходило бы исключение одного из видов.

7.6.4. Эфемерные биотопы с непостоянной продолжительностью существования

Сосуществование сильного и быстрого.

Многие биотопы не просто изменчивы по своей природе, а эфемерны. Из наиболее известных примеров можно отметить разлагающиеся трупы животных (падаль), навозные кучи, гниющие фрукты и грибы, временные водоемы. Кроме того, отметим, что эфемерными можно рассматривать листья деревьев или однолетние растения, особенно если они доступны консументам только ограниченное время. Часто продолжительность существования этих эфемерных биотопов непостоянна, например кусочек плода с обитающими в нем насекомыми в любое время может съесть птица. В таких случаях легко представить себе, как могут сосуществовать два вида: сильный конкурент и его более слабый соперник, который, однако, рано размножается.

Пример такой ситуации приведен в работе Брауна (Brown, 1982), который изучал два вида легочных моллюсков, обитающих в прудах северо-восточной части шт. Индиана, США. При искусственном изменении плотности одного или другого вида в естественных условиях наблюдалось значительное снижение плодовитости *Physa gyrina* под влиянием конкуренции со стороны *Lymnaea elodes*, но такое влияние не было обоюдным. Если конкуренция продолжалась в течение всего лета, то более сильным конкурентом безусловно оказывалась *L. elodes*. Однако *P. gyrina* начинает размножаться раньше, достигая меньших размеров, чем *L. elodes*, и во многих прудах, которые к началу июля пересыхали, покоящиеся яйца часто оставлял только один из видов. Несмотря на то что более слабым конкурентом бесспорно была *P. gyrina*, в целом по району наблюдалось сосуществование этих видов.

7.6.5. Групповое размещение

Внутривидовая конкуренция между особями сильного конкурента, характеризующегося групповым размещением, создает свободные участки в местообитании, которые может занять более слабый конкурент.

Более утонченная, но более широко применимая модель сосуществования сильного и слабого конкурентов на пятнистом и эфемерном ресурсе была исследована с помощью имитационного моделирования Аткинсоном и Шорроксом (Atkinson, Shorrocks, 1981). Основным моментом их модели было независимое и агрегированное (групповое) размещение двух видов. Это означает, что по большей части усилия доминирующего конкурента направлены против особей своего же вида (в скоплениях с вы-

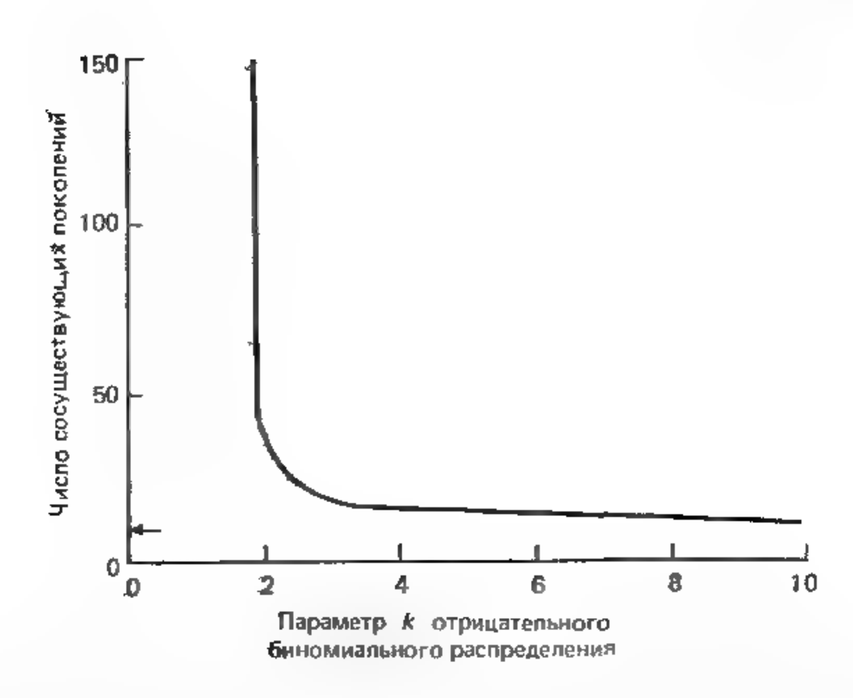


Рис. 7.12. При конкуренции двух видов за неравномерно размещенный и преходящий ресурс число поколений, в течение которых виды сосуществуют, увеличивается с ростом степени агрегированности конкурентов; агрегированность характеризуется параметром k «отрицательного биномиального» распределения. Значения k выше 5 фактически означают случайное размещение; значения ниже 5 указывают на все более агрегированное размещение. При равномерном размещении ресурса один из видов исключал бы другой примерно за десять поколений. (По Atkinson, Shorrocks, 1981.)

сокой плотностью). Кроме того, это означает, что размещенный группами более сильный конкурент будет отсутствовать во многих участках, в пределах которых его более слабый соперник, имеющий независимое размещение, сможет избежать конкуренции. Вследствие этого, как было показано Аткинсоном и Шорроксом, менее конкурентоспособный вид получает возможность сосуществовать с более сильным конкурентом, который в непрерывной и однородной среде быстро бы его вытеснил. Кроме того, эти авторы обнаружили, что с увеличением степени агрегированности устойчивость сосуществования повышается до тех пор, пока при высоких значениях агрегированности сосуществование не становится постоянным (рис. 7.12). Учитывая то, что многие виды в природе размещены агрегированно, эти результаты могут найти широкое применение.

Один из примеров, иллюстрирующих это явление, приводят в своей работе Хански и Куусела (Hanski, Kuusela, 1977), изучавшие падальных мух в Финляндии. На очень ограниченной территории (около 5 м²) было размещено 50 кусков падали, и обитающие здесь мухи получили возможность отложить на них яйца (т. е. заселить). Всего на кусках падали вывелось девять видов мух. Однако среднее число видов на одном куске составляло только 2,7. Это получилось потому, что все виды имели сильно агрегированное размещение (многие потомки появлялись на небольшом числе кусков, а на многих других кусках их было

мало или не было вовсе). В результате отдельные пары видов редко могли сталкиваться друг с другом, и в целом это вполне обеспечивало сосуществование, хотя в случаях взаимодействия этих видов непременно происходило конкурентное исключение.

Еще раз подчеркнем, что в неоднородной среде может наблюдаться продолжительное сосуществование конкурирующих видов без заметного разделения ниш. Поэтому при изучении межвидовой конкуренции в природных условиях следует иметь в виду, что она часто происходит не в изолированной обстановке, а под влиянием ограничений, связанных с неоднородностью, непостоянством или непредсказуемостью среды.

7.7. Кажущаяся конкуренция: пространство, свободное от врагов

Два вида жертвы, которыми питается какой-либо хищник, в сущности не отличаются от двух видов консументов, конкурирующих за какой-либо ресурс.

Существует еще одна причина, заставляющая нас быть осторожными при интерпретации данных, относящихся к конкуренции. Причина — явление, которое Холт (Holt, 1977, 1984) назвал «кажущейся конкуренцией», а другие авторы называли «конкуренцией за пространство, свободное от врагов» (enemy-free space) (Jeffries, Lawton, 1984, 1985).

Представим ситуацию, в которой один вид хищника питается двумя видами жертвы. Оба вида жертвы испытывают отрицательное влияние со стороны хищника, а хищник в свою очередь получает выгоду от использования обоих видов жертвы. Кроме того, увеличение численности хищника, достигаемое им за счет способности поедать особей вида 1, приводит к усилению его неблагоприятного воздействия на вид 2. Таким образом, вид 1 косвенно влияет на вид 2, и наоборот. Эти взаимодействия между видами схематически изображены на рис. 7.13, где показано, что, с точки зрения двух видов жертвы, эти взаимодействия не отличаются по знаку от тех, которые возникают при конкуренции двух видов за общий ресурс. В данном случае, конечно, лимитирующего ресурса нет, и поэтому явление получило название «кажущейся конкуренции».

Холт (Holt, 1977) на простой, но наглядной модели более строго показал, что условием для совместного существования жертв вида 1 и вида 2 является неравенство

$$r_1 > a_1 \cdot N_{pr},$$

где r_1 — мгновенная удельная скорость роста популяции жертвы вида 1, N_{pr} — равновесная плотность популяции хищника в отсутствие жертвы вида 1, a_1 — «частота нападений» хищника на

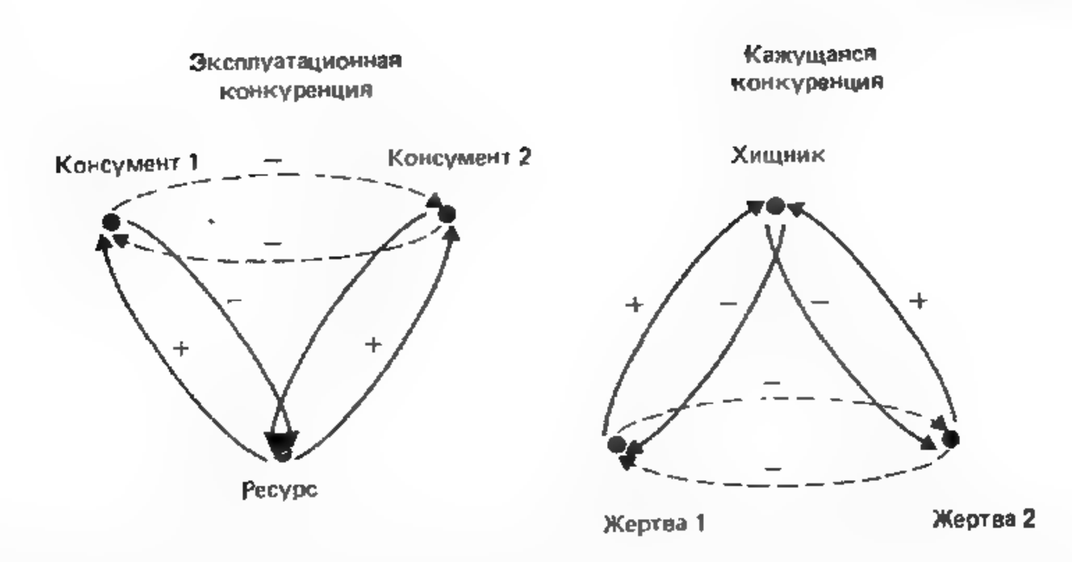


Рис. 7.13. Формальные схемы взаимодействий: два вида жертвы, подвергающиеся нападению одного хищника («кажущаяся конкуренция»), и два вида, потребляющие общий ресурс (эксплуатационная конкуренция), неразличимы. Сплошные линии — непосредственные взаимодействия, штриховые — косвенные взаимодействия. (По Holt, 1984.)

жертву вида 1 (частота нападений будет обсуждаться в гл. 9). Самым важным моментом здесь является то, что возможность сосуществования будет увеличиваться при уменьшении a_1, т. е. при избегании видом 1 хищника, который, как мы знаем, нападает еще и на жертву вида 2. Очевидно, что это произойдет, если особи вида 1 займут местообитание или изберут тактику поведения, достаточно отличающиеся от местообитания и поведения вида 2. Короче говоря, различия между видами (т. е. разделение ниш) благоприятствуют их сосуществованию, но это будет происходить благодаря снижению интенсивности кажущейся конкуренции, или конкуренции за пространство, свободное от врагов. Легко видеть, что появление различий (разделение ниш) может быть обусловлено более чем одним процессом.

Приведем лишь один пример, в котором разделение ниш, по-видимому, обусловлено именно конкуренцией за пространство, свободное от врагов. Эта ситуация описана в работе Гилберта (Gilbert, 1984), полагавшего, что редкий вид бабочки *Heliconius* ограничен в своем распространении небольшим набором растений-хозяев, необходимых для питания гусениц. Таким способом бабочки этого вида избегают нападения паразитоидов, поражающих более обычный вид *Heliconius*, гусеницы которого паразитируют на других видах растений-хозяев. В целом обзоры Холта (Holt, 1977, 1984), Джеффриса и Лоутона (Jeffries, Lawton, 1984) свидетельствуют о том, что пренебрежение проблемой кажущейся конкуренции в прошлом было необоснованным.

7.8. Интерпретация случаев разделения ниш в природе

Синицы в экспериментах Лэка: разделение ниш между сосуществующими конкурентами; так ли это? Сосуществующие конкуренты? — Или «призрак конкурентного прошлого»? — Или просто эволюция? — На основе одних только наблюдений можно сделать лишь предварительные выводы.

Как было показано в предыдущих разделах, на исход конкуренции существенное влияние оказывает неоднородность среды; кроме того, конкуренция осложняется наличием пространства, свободного от врагов. Тем не менее собственно конкуренции уделяется большое внимание. В этом и двух следующих разделах мы рассмотрим некоторые из наиболее важных направлений, разрабатываемых исследователями в целях получения сведений о межвидовой конкуренции.

Мы начнем с замечания о том, что обычная взаимосвязь между сосуществованием конкурентов и разделением ниш привела многих исследователей к мысли о том, что доказать наличие конкуренции в природе можно, просто документально подтвердив межвидовые различия экологических ниш. Однако при интерпретации таких различий возникают серьезные затруднения.

Эту проблему можно проиллюстрировать данными из работы Лэка (Lack, 1971). Лэк описал сосуществование пяти видов синиц в широколиственных лесах Англии: лазоревки (*Parus caeruleus*), большой синицы (*P. major*), болотной гаички (*P. palustris*), буроголовой гаички (*P. montanus*) и московки (*P. ater*) (рис. 7.14). Масса особей четырех из этих видов составляет в среднем 9,3—11,4 г (масса особей большой синицы — 20,0 г); все они имеют короткие клювы и добывают пищу главным образом на листьях и ветвях, а иногда и на земле; в течение всего года синицы питаются насекомыми, зимой в пищу идут также семена; гнездятся эти птицы, как правило, в дуплах деревьев. Тем не менее в Марли-Вуд вблизи Оксфорда гнездятся все пять видов, а лазоревка, большая синица и болотная гаичка — наиболее обычные обитатели.

Все пять видов кормят своих птенцов листоядными гусеницами, и все они, за исключением буроголовой гаички, зимой в урожайные годы питаются буковыми орешками; временами эти два вида пищи настолько обильны, что конкуренция за них едва ли может возникнуть. Небольшие лазоревки кормятся преимущественно в кронах дубов, где благодаря своей ловкости могут держаться на тонких ветвях и листьях. Кроме того, они отдирают кору, доставая из-под нее насекомых, размеры которых обычно не превышают 2 мм. Лазоревка неохотно поедает семена, за исключением березовых, которые она собирает прямо с дерева. Большая синица, напротив, питается по большей части на зем-

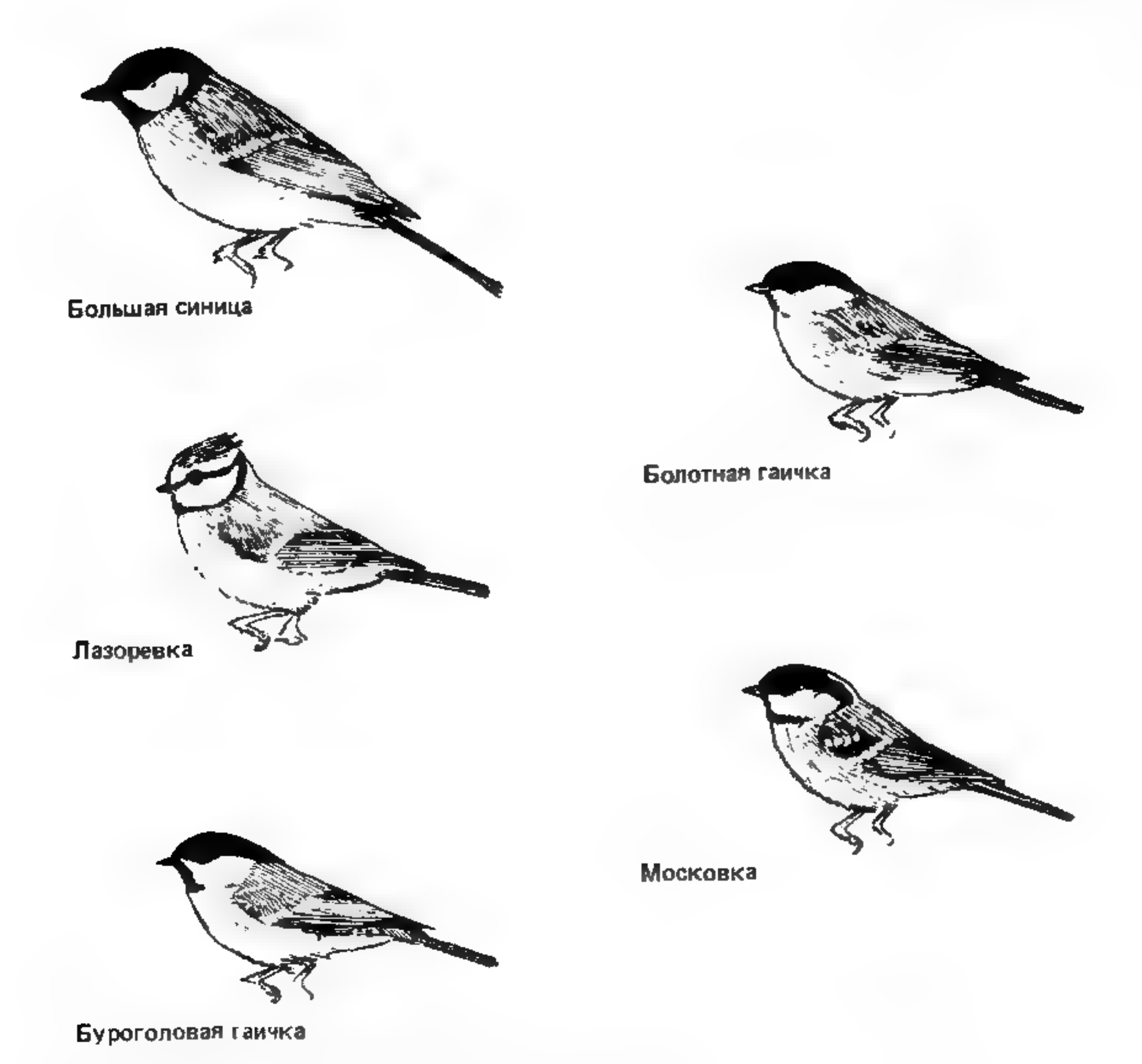


Рис. 7.14. Виды синиц, обитающих в Марли-Вуд.

ле, особенно зимой. Большинство из поедаемых ею насекомых достигают в длину более 6 мм; она в большей степени, чем другие виды, потребляет желуди, плоды каштана европейского и семена кислицы обыкновенной; только большая синица может питаться лесными орехами. Болотная гаичка держится выше, чем большая синица, но ниже, чем лазоревка. Она кормится в кустарниковом ярусе, в ветвях крупных деревьев ниже 6 м или в травяном покрове. По размеру она также занимает промежуточное положение между двумя другими массовыми видами синиц и выбирает насекомых размером от 3 до 4 мм. Вдобавок она поедает семена и плоды лопуха, бересклета, жимолости, фиалки и кислицы обыкновенной. Другой мелкий вид, который кормится на дубах — московка; к концу года ее можно встретить также на ясене и, кроме того, ее, чаще чем другие виды, можно обнаружить на хвойных деревьях. Она обычно поедает насекомых, размеры которых в среднем даже мельче, чем размеры насекомых, предпочитаемых лазоревкой. В отличие от лазоревки московка держится чаще всего у основания ветвей, а не

в кроне. И последний вид, буроголовая гаичка, больше всего походит на болотную гаичку; она кормится на березе, в меньшей степени на бузине и в травяном покрове. Однако в отличие от болотной гаички буроголовая гаичка практически не встречается на дубах и поедает очень мало семян.

Согласно выводам Лэка, в течение большей части года виды синиц обособлены вследствие разобщения их кормовых участков, различий в размерах насекомых и прочности семян, которыми они питаются; экологическая разобщенность связана с различиями в массе синиц, размерах и форме клюва. Несмотря на сходство, разные виды синиц используют различные ресурсы по-разному. Существуют три возможных объяснения наблюдаемого сосуществования видов.

Первое объяснение основывается на так называемой «текущей конкуренции» (current competition): синицы являются конкурирующими видами, которые сосуществуют благодаря разделению экологических ниш, но в отсутствие конкурентов они сохраняют способность расширять свои ниши, т. е. осваивать фундаментальные ниши.

Второе объяснение — «эволюционно обусловленное избегание конкуренции», называемое также Коннеллом (Connell, 1980) «призраком конкурентного прошлого» (the gost of competition past). Это положение в свою очередь требует объяснения. Когда два вида конкурируют, то у особей одного или обоих видов снижается плодовитость и(или) выживаемость. Такие особи могут оказаться менее приспособленными, чем другие, а именно те, которые избежали конкуренции, потому что их фундаментальная ниша не перекрывалась с фундаментальной нишей других видов. Естественный отбор будет влиять на такие различия в приспособленности. Он может благоприятствовать особям, которые избежали межвидовой конкуренции, и со временем популяция будет представлена только такими особями. Конечно, это происходит не всегда: постоянно действующая конкуренция распространена широко и играет важную роль. Но может случиться так, что любое разделение ниш будет обусловлено не конкуренцией, происходящей в данный момент, а эволюционно обусловленным избеганием прошлой конкурентной борьбы. В таком случае, для того чтобы объяснить расхождение ниш, необходимо обратиться к «призраку конкурентного прошлого».

Третье возможное объяснение ситуации, описанной Лэком (Lack, 1971), заключается в следующем. В ходе своей эволюции эти виды синиц по-разному и независимо друг от друга реагировали на естественный отбор: ведь это — разные виды, и они обладают разными признаками. Но они не конкурируют в настоящий момент и никогда не конкурировали в прошлом; они просто оказались разными.

Трудно отдать предпочтение какому-либо из трех приведенных объяснений. Экспериментальное вмешательство (например, удаление одного или нескольких видов) могло бы доказать справедливость первой гипотезы, если бы оно привело, скажем, к увеличению численности оставшихся видов. Но при отрицательном результате вполне могли бы быть одинаково приемлемы как вторая, так и третья гипотезы. На самом деле нет простых или общепринятых методов, позволяющих отличить «эволюционно обусловленное избегание конкуренции» от просто «эволюции» (гл. 18). И, конечно, невозможно отвергнуть *любое* из этих предположений, используя *только* данные наблюдений. Несомненно, мы можем обнаружить случаи, когда конкурирующие в настоящее время виды сосуществуют в результате разделения ниш; и, несомненно, есть случаи, когда экологические и морфологические характеристики видов сформировались под влиянием конкуренции в прошлом. Но различия между видами сами по себе *не могут* служить свидетельством разделения ниш, вызванного конкуренцией; а межвидовую конкуренцию *нельзя* изучить путем простого описания межвидовых различий.

7.9. Экспериментальное подтверждение межвидовой конкуренции

Во многих случаях использование экспериментального подхода при изучении межвидовой конкуренции позволило избежать неопределенности в интерпретации данных, полученных в результате наблюдений. В начале этой главы, например, приведены данные, свидетельствующие о наличии конкуренции, которые были получены в контролируемых полевых экспериментах на саламандрах (разд. 7.2.1), морских желудях (7.3.2), рогозе (7.3) и пресноводных легочных моллюсках (7.6.4). В таких экспериментах изменяли (обычно снижали) плотность одного или обоих видов, после чего постоянно регистрировали данные по плодовитости, выживаемости, обилию или использованию ресурса оставшимися видами. Результаты сравнивали либо с состоянием популяций до вмешательства, либо, что гораздо лучше, с аналогичным контрольным участком, который не подвергался вмешательству экспериментатора. Эксперименты такого рода давали возможность регулярно получать полезную информацию, но их, как правило, легче выполнять на одних группах организмов (например, на прикрепленных организмах), чем на других. Подробные обзоры таких данных сделаны Шонером (Schoener, 1983) и Коннеллом (Connell, 1983) (см. гл. 18).

Вторая категория экспериментальных данных, подтверждающих конкуренцию, связана с работами, проводимыми в искусственных, контролируемых (часто лабораторных) условиях. Примерами могут служить исследования Тенсли на подмарен-

никах (разд. 7.2.2), Гаузе на *Paramecium* (7.2.4), Тилмана и его коллег на диатомовых водорослях (7.2.5), Гроувса и Уильямса на клевере и хондрилле ситниковидной (7.3), Парка на мучных хрущаках (7.4.3). И здесь ключевым элементом опыта было сравнение реакции видов при одиночном содержании с реакцией при сосуществовании. Преимущество таких экспериментов заключается в том, что их сравнительно легко проводить и контролировать, но они имеют два серьезных недостатка. Первый состоит в том, что условия содержания организмов в лаборатории отличаются от условий, с которыми они имеют дело в природе. Вторым недостатком является простота условий: это может служить препятствием для разделения ниш просто потому, что отсутствуют какие-то компоненты экологической ниши, которые в иной ситуации были бы важны. Тем не менее эти эксперименты могут оказаться полезными при изучении сходных эффектов конкуренции в естественных условиях.

В кратковременных экспериментах на растениях, к примеру, опыты ставили по двум основным схемам: 1) с постоянной общей плотностью, но меняющимся соотношением этих двух видов и 2) с возрастающей общей плотностью, в которых один вид высевали при постоянной плотности, изменяя при этом плотность другого вида.

7.9.1. Эксперименты с постоянной общей плотностью

Этот подход, основоположниками которого были де Вит и его коллеги в Нидерландах (*de Wit*, 1966), предполагает изучение результатов изменения доли каждого из двух видов при постоянной общей плотности посевов. Так, при общей плотности в 200 растений могут быть следующие варианты смешанных посевов: 100 особей вида A и 100 вида B, 150 A и 50 B, ноль A и 200 B и так далее. Такие серии сочетаний с замещением затем могут быть получены при других значениях общей плотности, выбранных для доказательства существования конкуренции. Однако на практике многие исследователи используют только одно значение общей плотности.

Хороший пример эксперимента с постоянной общей плотностью дает работа Маршалла и Джейна (Marshall, Jain, 1969). Объектом их исследования служили два вида дикого овса (*Avena fatua* и *A. barbata*), которые в природных условиях встречаются вместе на сенокосных лугах Калифорнии; в опытах эти виды выращивали совместно при четырех значениях плотности: 32, 64, 128 и 256 растений на горшок. При каждом значении плотности виды высевались в следующих соотношениях: 0; 12,5; 50; 87,5 и 100% от общего числа высеянных семян. Через 29 нед выращивания в теплице урожай каждого вида оценивали числом колосков на горшок.

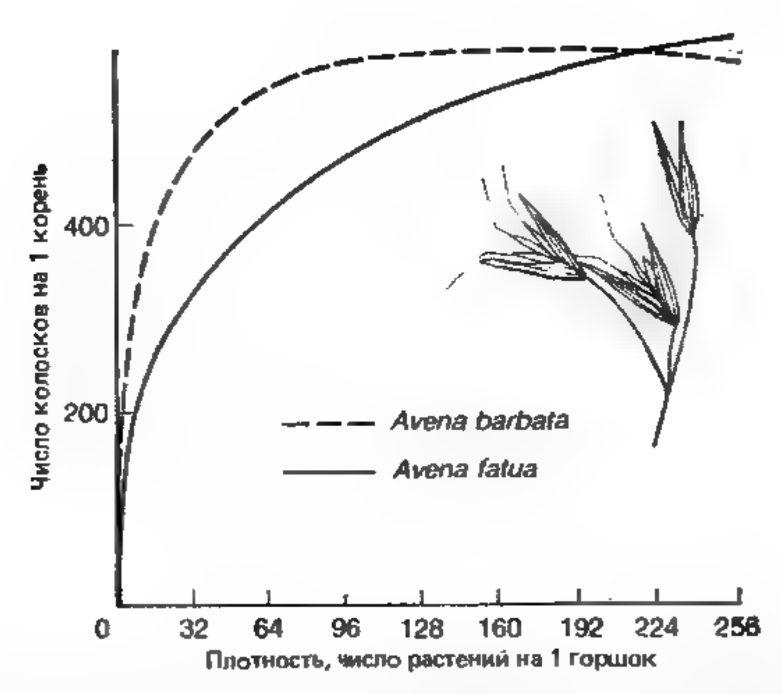
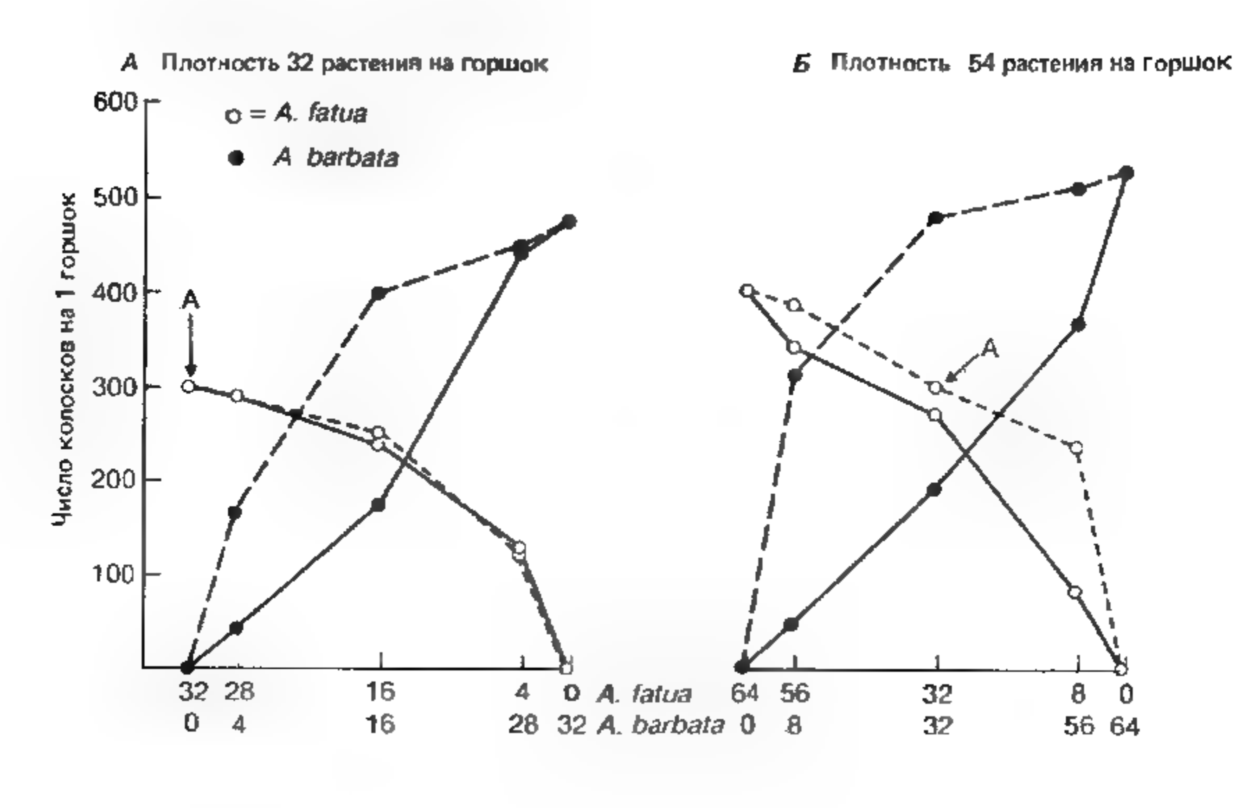


Рис. 7.15. Влияние внутривидовой конкуренции на урожайность двух видов дикого овса — *Avena fatua* и *A. barbata*. (По Marshall, Jain, 1969.)

Для того чтобы в полной мере оценить результаты межвидовой конкуренции, необходимо в первую очередь знать эффекты внутривидовой конкуренции. Поэтому Маршалл и Джейн выращивали каждый вид овса по отдельности при всех значениях плотности, которые они испытывали в сериях опытов с конкурирующими видами. Результаты их экспериментов, приведенные на рис. 7.15, свидетельствуют об отчетливо выраженной внутривидовой конкуренции.

Результаты четырех серий опытов с постоянной общей плотностью (одна серия при каждом значении плотности) показаны в виде *диаграмм замещения* на рис. 7.16. В каждом случае сплошная линия соединяет значения урожая в сериях с замещением, а штриховая линия — значения, полученные при выращивании видов в монокультуре. Например, точка А (она обозначена на рис. 7.16, *А*, *Б* и *Г*) — это величина урожая *A. fatua*, полученная при его выращивании в монокультуре при плотности 32 растения на горшок. Если межвидовая конкуренция полностью отсутствует, то такой же урожай был бы получен не только в случае, показанном на рис. 7.16, *А*, но также и на рис. 7.16, *Б* (где 32 особи *A. fatua* были посеяны с 32 особями *A. barbata*), и рис. 7.16, *Г* (32 особи *A. fatua* и 224 особи *A. barbata*). Однако в последних двух случаях урожай был заметно меньше. Такое снижение (сплошная линия проходит ниже штрихов) указывает на влияние межвидовой конкуренции.

Межвидовая конкуренция наблюдалась во всех случаях, за исключением тех, в которых *A. fatua* был высеян при самом низком уровне плотности (рис. 7.16, *А*). Фактически у обоих видов различия по величинам урожая в смешанной посадке и в монокультуре при увеличении общей плотности посева возрастали.



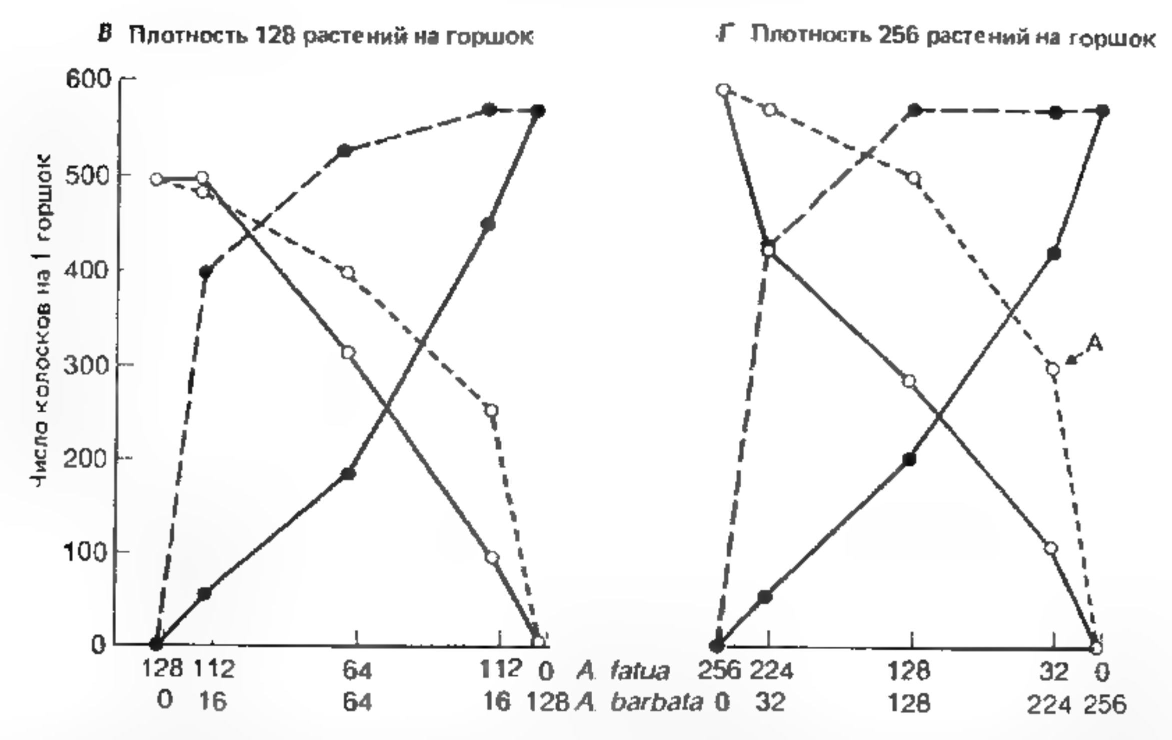


Рис. 7.16. Диаграммы замещения для *Avena fatua* и *A. barbata*, которые выращивались совместно при четырех значениях общей плотности. Штриховыми линиями показаны величины урожаев, которые были бы в монокультуре (рис. 7.15), например точка А на рис. *А*, *Б* и *Г*. Сплошными линиями показаны величины урожая при совместном выращивании. (По Marshall, Jain, 1969.) (На рис. *В* справа по оси абсцисс в верхней строке следует читать цифру 16, а в нижней — 112.)

Это, как и следовало ожидать, означает, что интенсивность конкуренции зависит от плотности, при которой виды взаимодействуют. Кроме того, следует отметить, что *A. fatua* в меньшей степени подвергался влиянию межвидовой конкуренции, чем *A. barbata* (конкуренция была асимметричной).

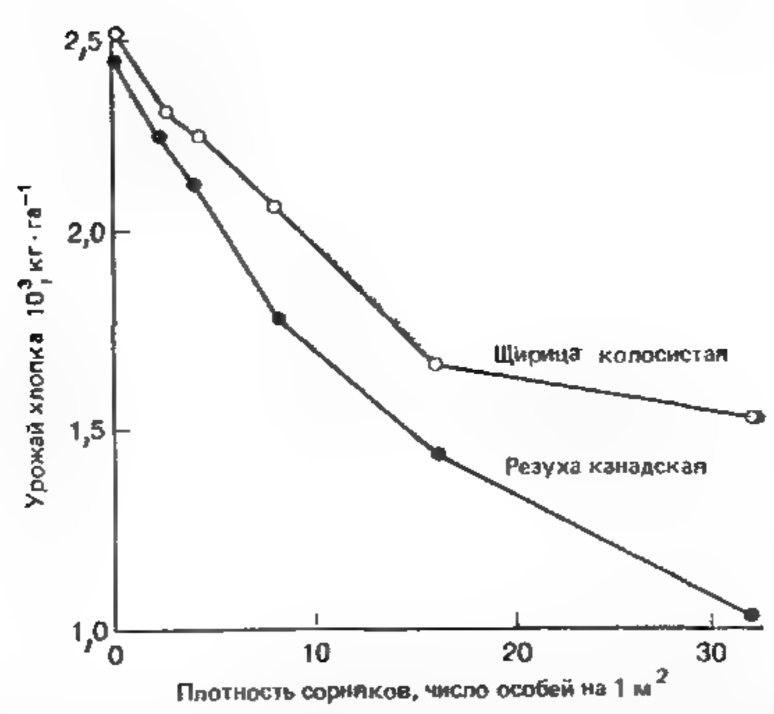


Рис. 7.17. Эксперименты по конкуренции при возрастающей общей плотности посева: урожай хлопка, полученный с посевов одинаковой плотности, но в разной степени заросших сорняками (резуха канадская или щирица колосистая). (По Buchanan et al., 1980.)

7.9.2. Эксперименты с возрастающей плотностью

Модель Уоткинсона, позволяющая учитывать изменения плотности и соотношение видов.

В экспериментах с возрастающей плотностью один из видов (обычно культурное растение) высевают при постоянной плотности, добавляя к нему разное число растений второго вида (обычно это сорняк). Такую организацию опыта объясняют тем, что она напоминает естественную ситуацию, когда культурное поле зарастает сорняками, и дает нам возможность судить о влиянии плотности сорного растения на урожай культурного. Один из примеров приведен на рис. 7.17, где показано влияние двух видов сорняков — резухи канадской (*Cassia obtusifolia*) и щирицы колосистой (*Amaranthus retroflexus*) — на урожай хлопка в Алабаме, США (Buchanan et al., 1980). С ростом плотности сорняков урожай хлопка падает, и этот эффект межвидовой конкуренции всегда был выражен сильнее в случае с резухой, чем с щирицей.

Однако и такая постановка эксперимента не избавляет нас от трудностей, связанных с интерпретацией результатов. Дело в том, что общая плотность и соотношения конкурирующих видов изменяются в них одновременно, поэтому отделить влияние именно сорняков на урожай культурных растений от обычного эффекта возрастания общей плотности посевов (культурные растения вместе с сорняками) оказывается весьма сложно. Заметим, что в экспериментах с постоянной общей плотностью такой

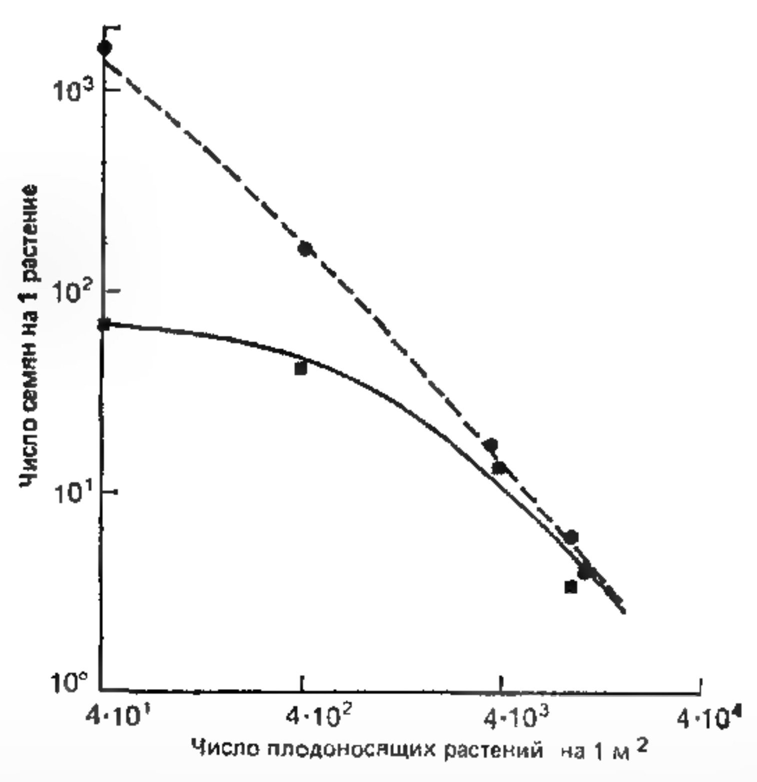


Рис. 7.18. Зависимость числа семян на одном растении от плотности плодоносящих растений *Agrostemma* в монокультуре (кружки) и в посевах с пшеницей (квадраты). Для смешанных посевов уравнение кривой выглядит так:

$$\text{Число семян на 1 растение} = 3685\ [1+0{,}0325(N_1+1{,}5N_2)]^{-1{,}15},$$

где N_1 — плотность выживших растений *Agrostemma*, а N_2 — пшеницы. (По Watkinson, 1981.)

проблемы не возникает, поскольку общая плотность поддерживается на постоянном уровне. Эта ситуация проще для анализа, но она является искусственной, потому что в большинстве случаев в растительных сообществах, если со временем меняется соотношение числа видов, меняется также и плотность. Следовательно, вариант опытов с постоянной плотностью не позволяет точно предсказывать исход межвидовой конкуренции. Уоткинсон (Watkinson, 1981) считает, что следует не пытаться избегать проблемы варьирующей плотности, а разрабатывать модели, учитывающие изменения как плотности, так и соотношения видов. Для анализа результатов эксперимента, в котором постоянной поддерживали плотность пшеницы, а меняли плотность однолетнего сорняка *Agrostemma githago*, этот автор использовал модификацию модели Лотки—Вольтерры. *Agrostemma*, кроме того, выращивалась в монокультуре. На рис. 7.18 показана зависимость числа семян, приходящихся на одно растение *Agrostemma*, от плотности плодоносящих растений. Как в чистой, так и в смешанной культуре отчетливо прослеживалось снижение урожая семян в пересчете на одно растение при возрастании плотности. Однако при совместном посеве с пшеницей продукция семян у *Agrostemma* была значительно ниже, особенно при низкой плотности последней. Мы не будем подробно рас-

сматривать модель Уоткинсона. Достаточно отметить, что результаты, полученные с помощью этой модели, хорошо согласуются с данными эксперимента. С ее помощью мы можем также вычислить коэффициент конкуренции (α_{AW}), показывающий влияние пшеницы на *Agrostemma*. Полученная величина этого коэффициента — $\alpha_{AW}=1{,}5$ — означает, что одно растение пшеницы (W) эквивалентно полутора растениям *Agrostemma* (A).

7.10. Эксперименты в природных условиях

Аргументы «за» и «против» природных экспериментов.

Мы уже знаем, что межвидовую конкуренцию обычно изучают в экспериментальных условиях, сравнивая виды в монокультуре и при совместном выращивании. Нередко такую информацию можно получить и в природе: потенциально конкурирующие виды иногда встречаются вместе (*симпатрия*), а иногда порознь (*аллопатрия*). Такие «эксперименты природы» дают нам дополнительные сведения о межвидовой конкуренции. К числу достоинств этих «экспериментов» следует отнести то, что они *«выполняются»* в природных условиях: в них участвуют организмы, живущие в своих обычных местообитаниях и не испытывающие на себе влияния, привносимого исследователем. Недостатки же обусловлены тем, что «опытная» и «контрольная» популяции отличаются друг от друга. В идеальном случае между ними должно быть только *одно* различие: присутствие или отсутствие конкурента. Однако в природных экспериментах популяции *могут* различаться и по другим признакам просто потому, что они существуют в различных местообитаниях при разных условиях. Следовательно, при интерпретации результатов природных экспериментов следует всегда соблюдать осторожность.

7.10.1. Освобождение от конкуренции

Земляные голуби Новой Гвинеи. — Песчанки, обитающие в пустынях Израиля. — Использование гипотезы «призрака конкурентного прошлого» здесь вполне оправдано.

О наличии конкуренции часто судят по сужению фундаментальной ниши в присутствии конкурента или по расширению ниши в его отсутствие. Это явление известно как *освобождение от конкуренции* (competitive release). Иногда такие случаи возникают в силу естественных причин, а не в результате вмешательства экспериментатора. В работе Даймонда (Diamond, 1975) приведен удачный пример освобождения от конкуренции

в природных условиях у земляных голубей, обитающих в Новой Гвинее. Архипелаг Новая Гвинея состоит из одного большого острова, нескольких островов среднего размера и многочисленных мелких островков. Закономерности распространения видов на островах довольно хорошо изучены и будут рассмотрены в гл. 19. Здесь же следует отметить лишь то, что в Новой Гвинее, как и в других районах, на мелких островах обычно отсутствовали виды, обитавшие на крупных островах или на материке. Как видно из рис. 7.19, на о. Новая Гвинея обитают три вида земляных голубей, и, продвигаясь от побережья в глубь острова, их можно встретить в следующей последовательности: *Chalcophaps indica* — в прибрежных кустарниках; *Chalcophaps stephani* — в разреженных или вторичных лесах и *Gallicolumba rufigula* — во влажных тропических лесах. Однако на о. Багабаг, где *G. rufigula* не встречается, *C. stephani* обитает и во влажных лесах в глубине острова; а на островах Каркар, Толокива, Новая Британия и многих других мелких островках, где также отсутствует и *C. indica, C. stephani* населяет побережье, обитая во всем диапазоне приемлемых условий. На о. Эспириту-Санта, однако, обитает единственный вид голубей — *C. indica*, где он занимает все три местообитания. Таким образом, в данном случае мы сталкиваемся с очень наглядным случаем освобождения от конкуренции.

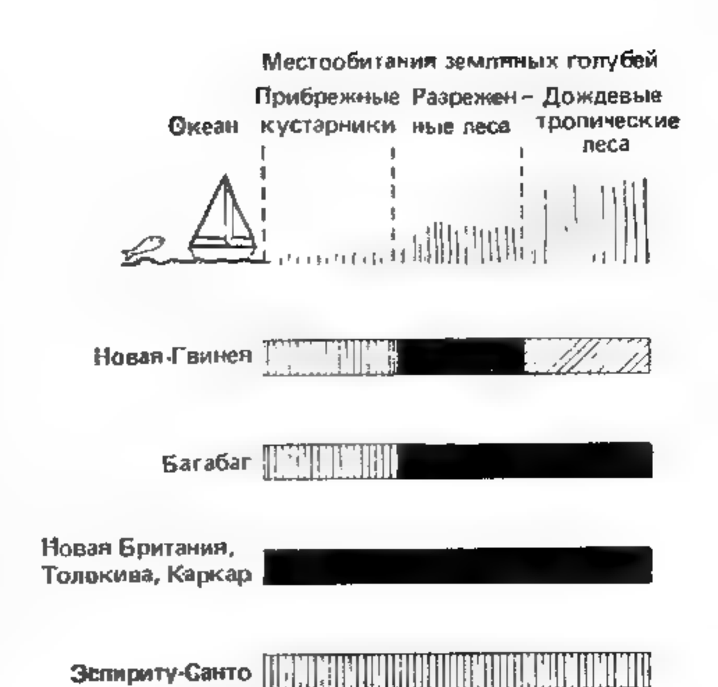


Рис. 7.19. Освобождение от конкуренции: местообитания, заселенные тремя видами земляных голубей на разных островах архипелага Новая Гвинея: *Chaloophaps indica* (вертикальная штриховка), *Chalcophaps stephani* (черный цвет), *Gallicolumba rufigula* (диагональная штриховка). (По Diamond, 1975)

В этой ситуации непосредственная межвидовая конкуренция достоверно не была установлена. Но в отсутствие *G. rufigula* дождевые леса населяли только *C. stephani* и *C. indica*; в отсутствие *C. indica* в прибрежных кустарниках обитал только *C. stephani*; а когда не было *C. stephani*, в разреженных лесах встречался только *C. indica*. По-видимому, эти факты неизбежно приводят к выводу о конкурентном исключении и разделении ниш у видов земляных голубей на о. Новая Гвинея и освобождении от конкуренции, которая в различной степени выражена на других островах.

Этот вывод представляется, однако, менее определенным, если принять во внимание пример, заимствованный из работы Абрамски и Селлаха (Abramsky, Sellah, 1982). Эти авторы изучали два вида песчанок, обитающих на прибрежных песчаных дюнах Израиля. В северной части Израиля выступающий в сторону моря гребень г. Кармель делит узкую прибрежную полосу на два изолированных района, северный и южный; но в том и другом районе среди дюн встречаются участки с почвами других типов. Судя по биогеографическим данным, все дюны образовались недавно (их возраст от нескольких сотен до нескольких тысяч лет). Один из видов песчанок — *Meriones tristrami* — проник в Израиль с севера. В настоящее время этот вид населяет дюны вдоль всего побережья как к югу, так и к северу от г. Кармель. Другая песчанка *Gerbillus allenbyi* также обитает в дюнах и питается теми же семенами, что и *M. tristrami*, но этот вид проник в Израиль с юга и не распространился дальше отрогов г. Кармель. К северу, где обитает только *M. tristrami*, этот вид населяет как песчаные, так и другие почвы. Однако к югу *M. tristrami* селится на почвах разного типа, кроме песчаных, на которых здесь обитают только *G. allenbyi*.

На первый взгляд этот случай может служить еще одним примером конкурентного исключения и освобождения от конкуренции: вытеснение *M. tristrami* с песчаных почв к югу от г. Кармель и ее освобождение от конкуренции к северу. Абрамски и Селлах, впрочем, проверили этот вывод экспериментально. К югу от горы они заложили несколько опытных площадок, с которых выловили всех *G. allenbyi*, а затем сравнили плотность *M. tristrami* на опытных площадках с плотностью этого вида на контрольных площадках. Наблюдения велись в течение года; численность *M. tristrami* практически не менялась. Если воспользоваться гипотезой «призрака конкурентного прошлого», то можно предположить, что к югу от горы *M. tristrami* эволюционировала таким образом, чтобы выбирать местообитания, где можно избежать конкуренции с *G. allenbyi*, и что даже в отсутствие *G. allenbyi* у *M. tristrami* это наследственно закрепленное предпочтение сохраняется. Применение этой гипотезы для объяснения данных Лэка (с. 373) вряд ли можно было считать обоснованным. Но в разобранном случае использование этой гипотезы вполне разумно, потому что освобождение от конкуренции наблюдалось в эксперименте, проведенном в природных условиях. Следует, однако, помнить, это это еще не строго доказанный факт.

7.10.2. Смещение признаков

Идея привлекательна, но недостаточно подтверждена. — Рабочие муравьи. — Брюхоногие моллюски в экспериментах Фенхеля (Дания).

В некоторых примерах отмечалось, что при переходе от симпатрии к аллопатрии изменяется не только реализованная ниша вида животного, но и его морфология. Это явление получило название «смещение признаков». Однако если сама идея о смещении признаков привлекательна и правдоподобна, то надежные примеры очень немногочисленны (Connell, 1980; Arthur, 1982).

Один из возможных случаев показан на рис. 7.20 и 7.21. Эти данные взяты из работы Дэвидсон (Davidson, 1978) по питающимся семенами муравьям *Veromessor pergandei*, которых отлавливали в разных участках пустыни на юго-западе США. Для этих муравьев пища (т. е. семена) может быть важным лимитирующим ресурсом (Brown, Davidson, 1977), и разные виды муравьев в зависимости от их собственных размеров специализируются на семенах разной величины (Davidson, 1977). На *V. pergandei* Дэвидсон изучала длину мандибул и ее изменчивость у рабочих муравьев-фуражиров; как видно из рис. 7.20, по мере того как на участке увеличилось разнообразие потенциальных конкурентов, величина показателя изменчивости значительно снижалась. Другими словами, в отношении размеров семян *V. pergandei* специализируется в большей степени на тех участках, где более вероятна межвидовая конкуренция. Сходная картина показана на рис. 7.21, где еще можно видеть, что в зависимости от места обитания размеры рабочих муравьев изменяются таким образом, что *V. pergandei* отличается от видов,

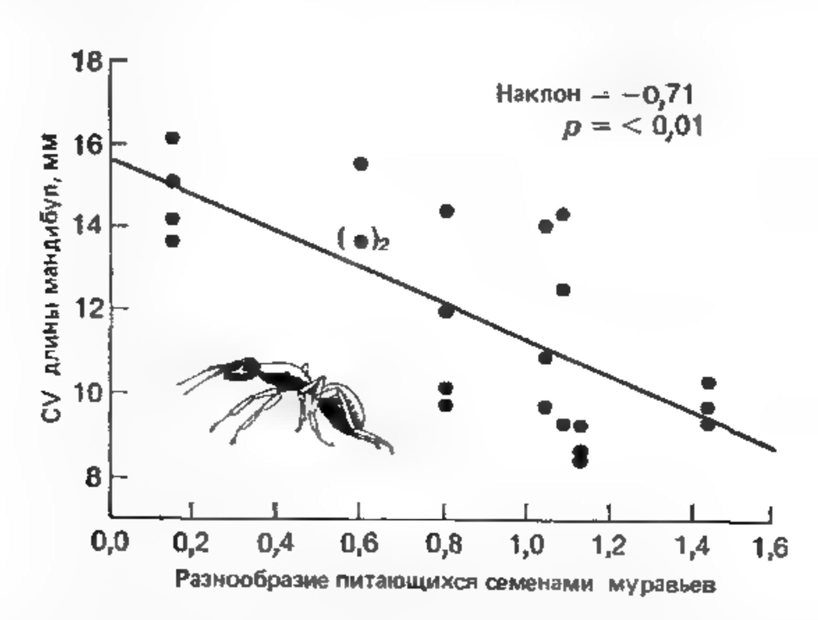


Рис. 7.20. Смещение признаков: зависимость коэффициента вариации (CV) длины мандибул у особей в колонии *Veromessor pergandei* от видового разнообразия питающихся семенами муравьев в сообществе. (По Davidson, 1978.)

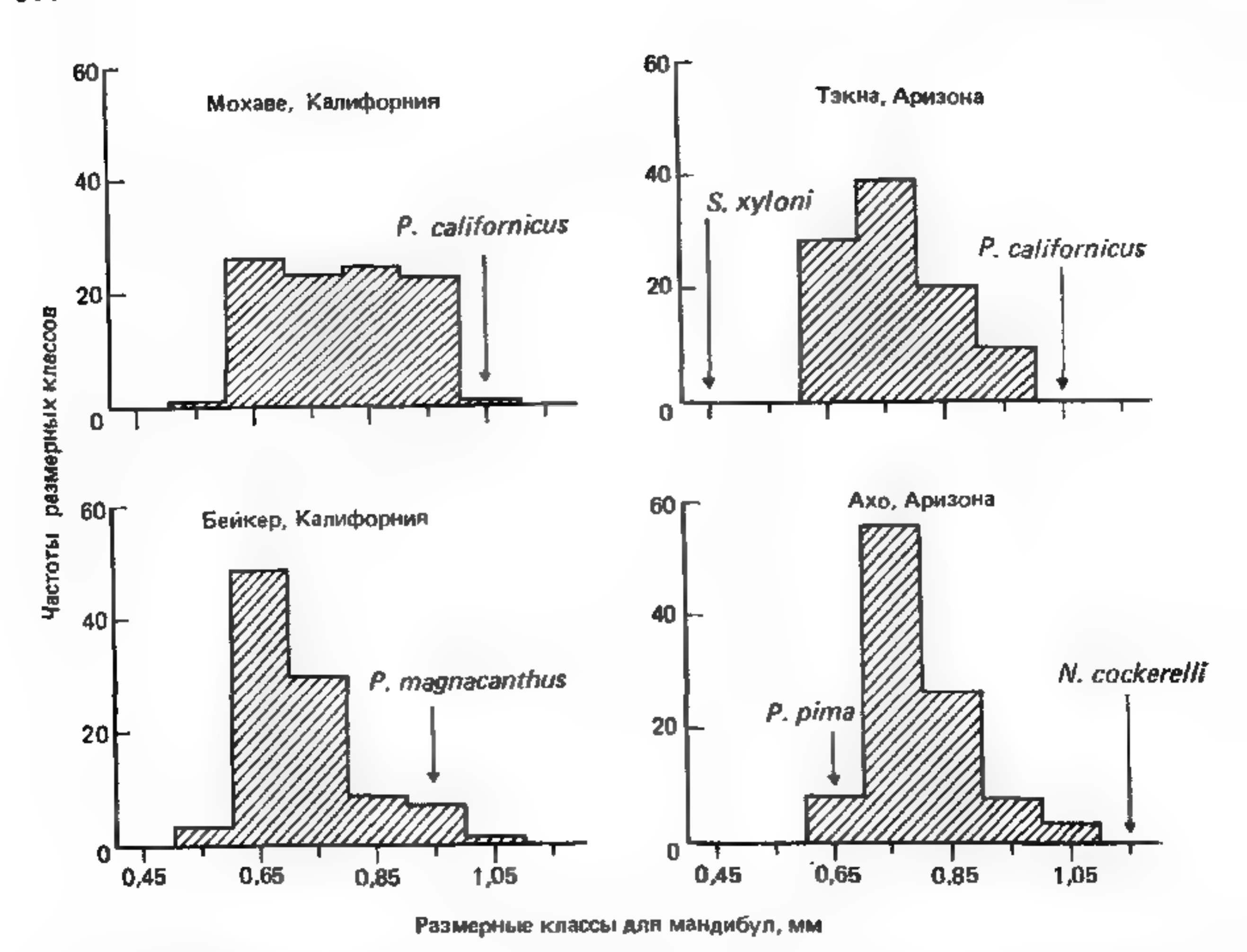


Рис. 7.21. Смещение признаков: примеры частотного распределения по размеру мандибул у *Veromessor pergandei* из разных участков. Средняя длина мандибул у конкурентов близкого размера показана стрелкой. (По Davidson, 1978.)

с которыми он совместно обитает. Это и есть морфологическая дифференциация в присутствии потенциальных конкурентов, известная как смещение признаков. Полагают, что отбор благоприятствует таким рабочим особям *V. pergandei*, которые по размерам значительно отличаются от особей сосуществующих с ними видов, что дает потенциальным конкурентам возможность делить ресурсы (муравьи разных размеров питаются разными по величине семенами) и сосуществовать.

Другой пример смещения признаков дан в работе Фенхеля (Fenchel, 1975; Fenchel, Kofoed, 1976) по брюхоногим моллюскам *Hydrobia ulvae* и *Hydrobia ventrosa*, обитающим в Лимфьорде, Дания. Фенхель обнаружил (рис. 7.22), что, обитая порознь (эти моллюски населяют разные биотопы), оба вида имеют сходные размеры; но при совместном существовании всегда наблюдаются заметные различия в размерах. Кроме того, было показано, что живущие на разных участках и имеющие сходные размеры виды питаются сходными по величине пищевыми частицами; но при совместном обитании более крупные *H. ulvae* потребляют частицы пищи большего размера, чем *H. ventrosa* (рис. 7.23). Таким образом, эти данные, позволяют предпола-

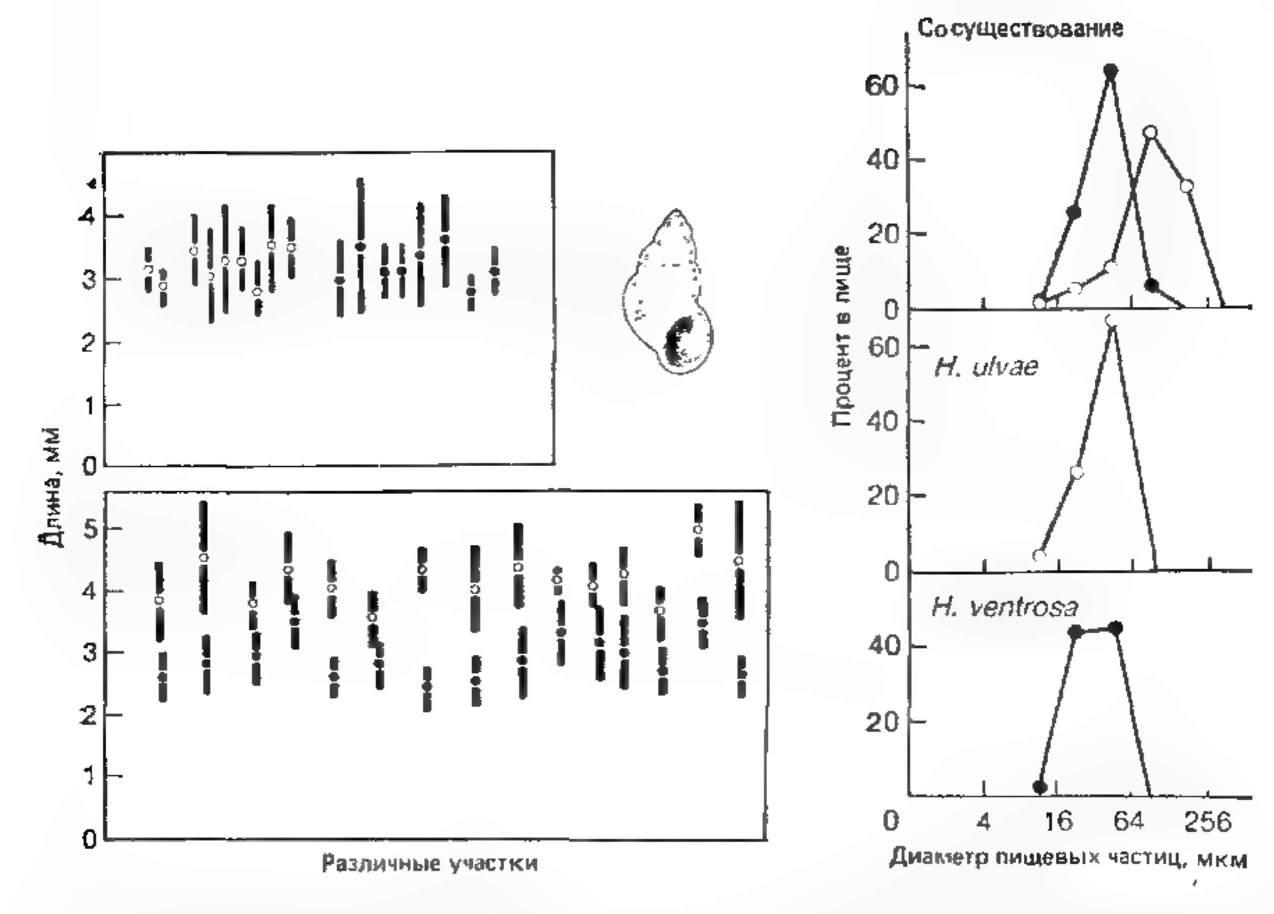


Рис. 7.22. Смещение признаков: значения средней длины (плюс стандартные отклонения) *Hydrobia ulvae* (белые кружки) и *H. ventrosa* (черные кружки) в разных участках. Если моллюски живут порознь (верхняя часть рисунка), то их размеры сходны; но при совместном обитании (нижняя часть) их размеры различаются. (По Fenchel, 1975.)

Рис. 7.23. Смещение признаков у *Hydrobia*: распределение по размеру частиц пищи, съеденных *H. ulvae* и *H. ventrosa* в типичных местообитаниях, в которых они живут порознь или совместно. (По Fenchel, 1975.)

гать, что в данном случае имеет место смещение признаков, которое приводит к разделению ресурса и сосуществованию видов. Фенхель и Кофоед (Fenchel, Kofoed, 1976) обнаружили также, что при совместном содержании особей двух видов сходных размеров в экспериментальных сосудах межвидовая конкуренция была столь же интенсивна, как и внутривидовая; но тормозящий эффект конкуренции был заметно ниже, когда особи двух видов различались по размерам. При сосуществовании двух видов моллюсков одинаковых размеров на каком-либо участке они использовали бы один и тот же ресурс и конкурировали бы за него. В таком случае локальное вымирание менее конкурентоспособного вида было бы, по-видимому, неизбежно. Вместе с тем, смещение признаков гарантировало бы то, что разные виды будут использовать разные ресурсы. Тем самым была бы ослаблена направленность межвидовой конкуренции, и виды смогли бы сосуществовать. Однако в этом случае мы не располагаем данными по динамике численности популяций

конкурирующих видов в природных условиях, поэтому смещение признаков здесь можно скорее предполагать, нежели считать доказанным фактом.

Смещение признаков там, где оно действительно существует, является еще одним примером того, как развилось и закрепилось генетически по крайней мере частичное избегание межвидовой конкуренции.

7.11. Что лежит в основе разделения ниш

Дифференциальное использование ресурса: легче представить себе это у животных, но не так легко у растений. — Пространственное и временнóе разделение в использовании ресурса. — Разделение ниш: влияние условий окружающей среды.

Несмотря на то что непосредственную связь между разделением ниш и межвидовой конкуренцией установить очень трудно, именно разделение ниш, без сомнения, часто обусловливает сосуществование конкурирующих видов. Отсюда возникает вопрос о том, что лежит в основе этого явления. В этом разделе мы лишь наметим проблему, которая подробнее будет рассмотрена в гл. 18. Затем (разд. 7.11.1) мы обсудим особенности разделения ниш у растений.

Существует несколько путей разделения экологических ниш. Первый из них — это разделение ресурсов, или, в более общем смысле, *дифференциальное использование ресурсов*. Разделение ресурсов может наблюдаться у видов, которые живут в одном и том же местообитании, но, несмотря на это, используют различные ресурсы. Поскольку ресурсы для животных — это в основном особи других видов или их части (существуют миллионы типов потенциальных жертв), в принципе нетрудно представить, как конкурирующие животные могут поделить между собой ресурсы. Все растения, напротив, имеют очень сходные потребности в одних и тех же потенциально ограниченных ресурсах (гл. 3), и у них гораздо меньше возможностей для разделения ресурсов (но см. ниже). Исключением, заслуживающим внимания, является, однако, азот. Все наземные растения поглощают связанный азот из почвы; но ряд видов, особенно бобовые, благодаря мутуалистической связи с азотфиксирующими бактериями способны также получать свободный азот из воздуха (гл. 13). Кроме того, некоторые насекомоядные растения используют азот, содержащийся в жертвах. Все это наводит на мысль о том, что конкурирующие виды растений могут сосуществовать благодаря различиям в использовании «общего запаса азота», а подтверждением этому служат результаты экспериментов, проведенных де Витом и его коллегами (de Wit et al., 1966).

Во многих случаях ресурсы, используемые экологически сходными видами, пространственно разобщены. Дифференциальное использование ресурсов будет тогда выражаться либо в расхождении видов по микроместообитаниям, либо даже в разном географическом распространении. Кроме того, доступность разных ресурсов может быть различной во времени, т. е. разные ресурсы могут становиться доступными в разное время суток или в разные сезоны. Дифференциальное использование ресурсов может выражаться в разобщении видов во времени. Существует множество примеров разделения ресурсов в пространстве или во времени как у животных, так и у растений. Но среди растений и других прикрепленных организмов из-за их ограниченной возможности к дифференциальному использованию ресурса в одном и том же месте и в одно и то же время разделение в пространстве и во времени должно, вероятно, иметь особенное значение.

Другой важный способ разделения экологических ниш осуществляется в зависимости от условий среды. Два вида могут использовать совершенно одинаковые ресурсы; но если они в зависимости от условий среды, делают это по-разному (поскольку среда их сдерживает) и если они по-разному реагируют на эти условия, то тогда в разных условиях каждый вид может иметь конкурентное преимущество. Это также может выражаться либо в дифференциации видов по микроместообитаниям, либо в разном географическом распространении, либо в разобщенности во времени в зависимости от того, каковы изменения соответствующих условий: пространственные или временные, мелкомасштабные или крупномасштабные. Конечно, в ряде случаев провести границу между условиями и ресурсами нелегко (гл. 3). Ниши могут разделяться на основе такого фактора (например, вода), который одновременно является и ресурсом, и условием.

7.11.1. Модель дифференциального использования ресурса Тилмана

Модель, основанная на динамике численности конкурентов и их ресурсов. — Изоклина нулевого прироста популяции: граница ниши. — Внутривидовая конкуренция: равновесие между возобновлением и потреблением ресурса. Сильный и слабый конкурент. — Сосуществование: зависимость от соотношения уровней ресурса в «точке снабжения». — Более сложный вариант разделения ниши: каждый вид потребляет больше того ресурса, который в большей степени ограничивает его рост.

Тилман (Tilman, 1982; см. также разд. 3.6), обращаясь к проблеме дифференциального использования ресурсов у растений, попытался выяснить, можно ли с помощью такого исполь-



Рис. 7.24. Изоклина чистой скорости роста (ИЧСР), или нулевого прироста популяции (НПП), для вида, потенциально ограниченного двумя ресурсами (X и Y), делит возможные сочетания ресурсов на пригодные и непригодные для выживания и размножения. ИЧСР в данном случае ограничивает прямой угол, потому что X и Y являются необходимыми ресурсами.

зования объяснить сосуществование видов растений, конкурирующих за ограниченные ресурсы (хотя этот подход может быть применим и к другим группам организмов). Модель Тилмана оказалась весьма важной в том отношении, что в ней наряду с динамикой конкурирующих видов подробно представлена динамика ресурсов. В этом разделе, не вдаваясь в детали метода, мы в общих чертах рассмотрим модель и вытекающие из нее основные выводы.

Вначале Тилман определил изоклину нулевого прироста популяции (НПП, или ИЧСР; рис. 7.24) для одного вида, использующего два незаменимых ресурса. В координатах, соответствующих количествам этих ресурсов в среде, изоклина нулевого прироста — это граница между той областью значений ресурсов, в пределах которой вид сохраняет положительную скорость прироста популяции, и той, в пределах которой вид снижает свою численность (рис. 7.24). Изоклина НПП является, таким образом, границей двумерной экологической ниши вида.

Для того чтобы в рамках модели Тилмана понять межвидовую конкуренцию, необходимо вначале рассмотреть внутривидовую конкуренцию. Внутривидовая конкуренция должна (в идеальном случае) приводить популяцию к состоянию устойчивого равновесия; но в данном случае это равновесие включает два компонента: постоянными должны оставаться и численность популяции, и уровень ресурса. Численность популяции постоянна (по определению) в любой точке изоклины НПП. Необходимо, однако, определить условия постоянства уровня ресурса.

Любое чистое изменение уровня ресурса является результатом действия двух противоположных сил. Вид, потребляющий ресурсы, сдвигает их уровень вниз и влево, если изобразить это на диаграмме, подобной той, что на рис. 7.25. Но ресурсы непрерывно возобновляются, т. е. их уровень смещается вверх и вправо. На самом деле ресурсы будут иметь тенденцию к возрастанию в направлении определенной комбинации таких их количеств, какой они достигли бы в отсутствие потребления (*«точка снабжения»*). Таким образом, на рис. 7.25 показаны векторы потребления и векторы возобновления ресурсов («векторами»

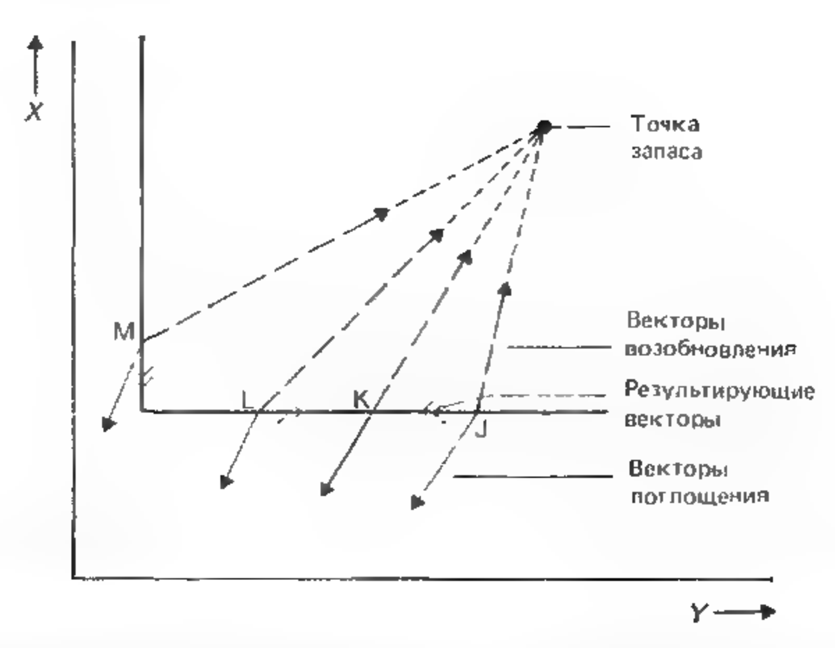


Рис. 7.25. Равновесие между поглощением и возобновлением ресурса. Точка K — единственная точка на ИЧСР (это не чистая скорость роста популяции), в которой концентрация ресурса не изменяется (скорости поглощения и возобновления равны и направлены в противоположные стороны). Более подробные объяснения см. в тексте.

их можно назвать потому, что они имеют величину и направление). Векторы потребления отражают скорость потребления видом двух ресурсов; векторы возобновления направлены к «точке снабжения» («точке запаса»). В том случае, когда два равных вектора направлены в противоположные стороны, уровень ресурса не меняется, в других случаях меняется.

Из рис. 7.25 видно, что на изоклине НПП существует только одна точка (постоянная численность популяции), где уровень ресурсов также постоянен. Например, в точке J, скорость потребления ресурса Y выше, чем скорость его возобновления, и его уровень уменьшается (стремясь к точке K). Только в самой точке K скорости потребления и возобновления равны; следовательно, K является той точкой, где постоянны и численность популяции, и уровень ресурса.

Для того, чтобы перейти от внутривидовой конкуренции к межвидовой, нужно на одной диаграмме нанести изоклины НПП двух видов (рис. 7.26 и 7.27). Эти два вида будут характеризоваться разными скоростями роста и векторами потребления ресурса, но «точка снабжения», к которой будут направлены все векторы возобновления, у них будет общей. Для того чтобы определить исход межвидовой конкуренции, можно сопоставить векторы потребления и возобновления и, как будет видно из следующего параграфа, исход будет зависить от положения «точки снабжения».

На рис. 7.26 изоклина НПП вида A расположена ближе к осям координат, чем изоклина НПП вида B. «Точка снабже-

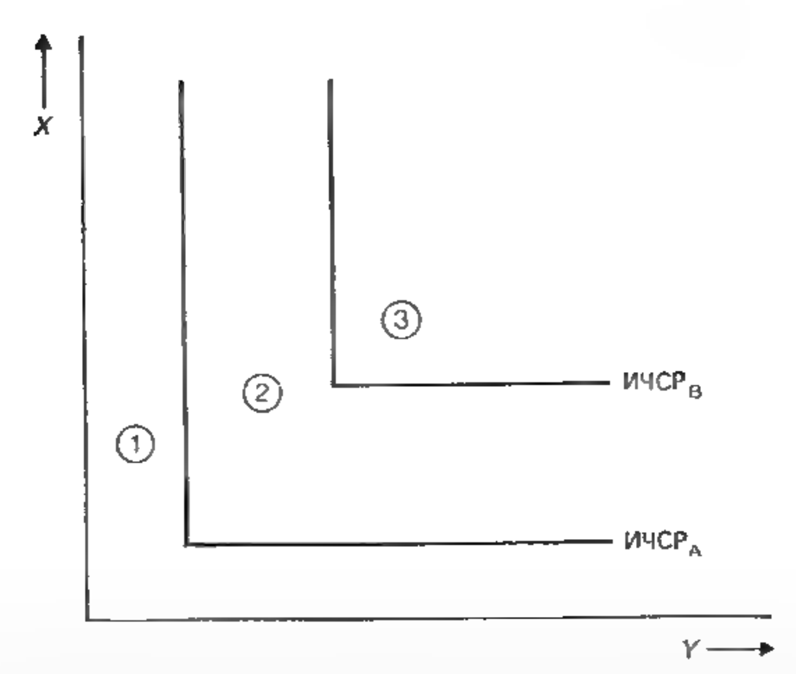


Рис. 7.26. Конкурентное исключение: ИЧСР вида А расположена ближе к осям, вдоль которых изменяются ресурсы, чем ИЧСР вида В. Если точка снабжения находится в области 1, то не выживает ни один вид. Но если точка снабжения ресурса находится в области 2 или 3, то вид А снижает концентрацию ресурсов до уровня своей ИЧСР (где вид В не может выживать и размножаться): вид А вытесняет вид В.

ния» может находиться в одной из трех областей. Если бы она находилась в области 1, ниже изоклины НПП обоих видов, то ресурсов не хватило бы ни одному из них и виды не смогли бы выжить. Если бы «точка снабжения» находилась в области 2, между изоклинами видов А и В, то не смог бы выжить вид В и система удерживалась бы в равновесии на уровне изоклины НПП вида А. И наконец, если бы «точка снабжения» находилась в области 3, то система также пришла бы к равновесному состоянию на уровне изоклины НПП вида А. В результате конкуренции вид А вытеснил бы вид В, потому что он может использовать оба ресурса при их концентрации в среде ниже уровня, при котором вид В вымирает (т. е. мы имеем типичный пример эксплуатационной конкуренции). Естественно, что исход конкуренции при противоположном расположении изоклин был бы также противоположным.

На рис. 7.27 изоклины НПП двух видов пересекаются и поэтому образуются шесть областей, в которых может находиться «точка снабжения». В области 1 точка находится ниже обеих изоклин, и поэтому ни один из видов выжить не может; в области 2 точка оказывается ниже изоклины вида В, и в таких условиях мог бы выжить только вид А, а в области 6 она находится ниже изоклины вида А, и тогда может выжить только вид В. Области 3, 4 и 5 располагаются в пределах фундаментальных ниш обоих видов. Исход конкуренции, однако, зависит от того, в какой из этих областей находится «точка снабжения».

Наиболее важной на рис. 7.27 является область 4. Если

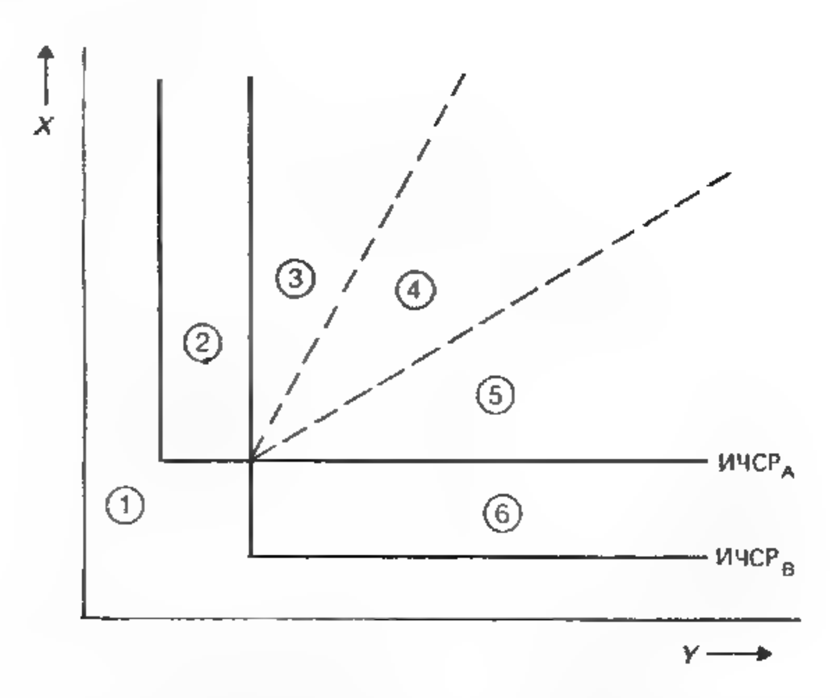


Рис. 7.27. Возможности сосуществования двух конкурентов, ограниченных двумя необходимыми ресурсами. ИЧСР видов А и В перекрываются, что приводит к появлению шести различных областей. Если точка снабжения находится в области 1, то не выживает ни один из видов; если точки расположены в областях 2 и 3, то вид А вытесняет вид В; а если в областях 5 и 6, то вид В вытесняет вид А. При размещении точек снабжения в области 4, которая ограничена двумя штриховыми линиями, виды сосуществуют. Более подробные объяснения см. в тексте.

«точка снабжения» находится в этой области, то вид А в большей степени ограничен ресурсом X, чем ресурсом Y, а вид В наоборот. Однако векторы потребления оказываются таковы, что вид А потребляет больше ресурса X, чем Y, а вид В — больше Y, чем X. *И потому что каждый вид в большей степени потребляет тот ресурс, который больше ограничивает его собственный рост*, система уравновешивается на пересечении двух изоклин НПП и это равновесие оказывается устойчивым: виды сосуществуют.

Этот случай представляет собой усложненный вариант разделения ниш. В отличие от ситуации, в которой два вида используют разные ресурсы, в данном случае вид А непропорционально сильно ограничивает себя при использовании ресурса X, тогда как вид В сильнее ограничивает себя, используя ресурс Y. Результатом является сосуществование конкурентов. Напротив, если «точка снабжения» расположена в области 3, то оба вида в большей степени ограничены ресурсом Y, чем X. Но вид А может понижать количество ресурса Y до уровня своей изоклины НПП, которая находится ниже изоклины НПП вида В, и, следовательно, вид В не может выжить. И наоборот, если «точка снабжения» окажется в области 5, то оба вида в большей степени ограничены ресурсом X, чем Y, но вид В снижает количество ресурса X до уровня ниже изоклины НПП вида А. Таким образом, в областях 3 и 5 соотношение запаса ресурсов бла-

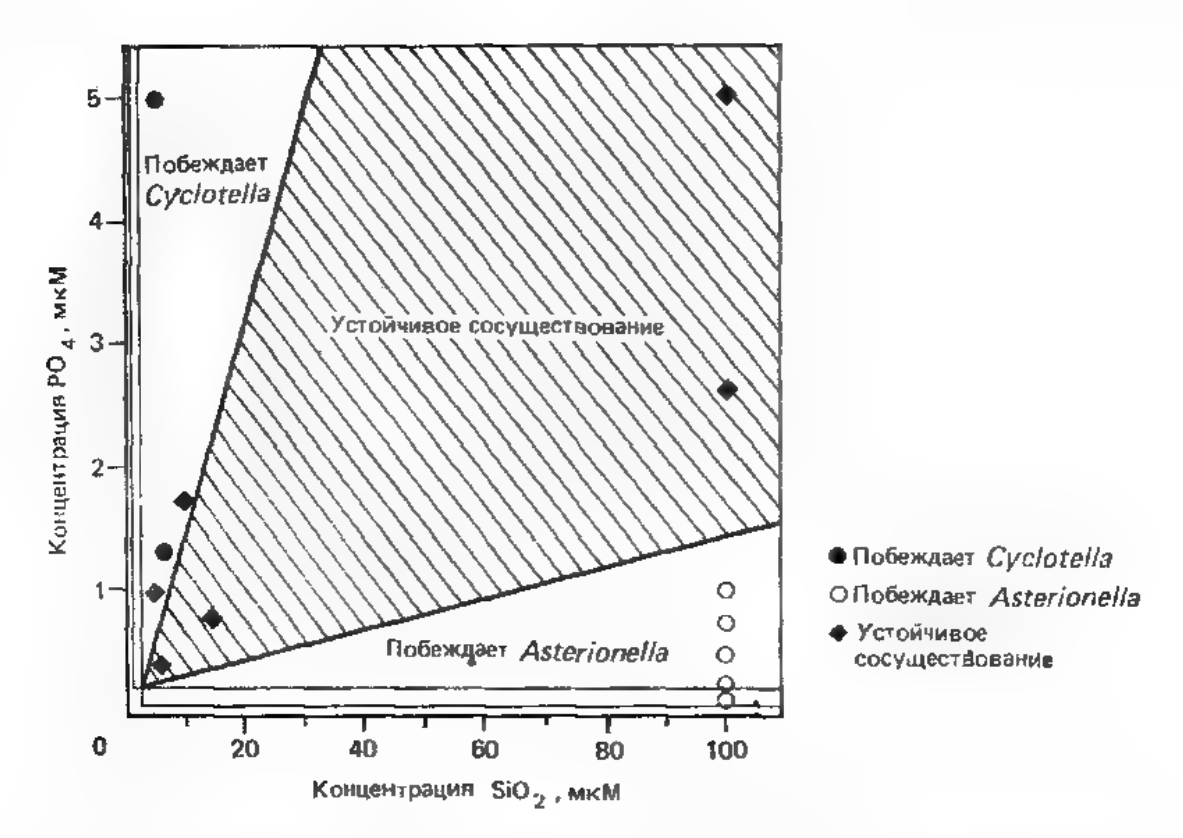


Рис. 7.28. Исход конкуренции за силикаты и фосфаты между двумя видами диатомовых водорослей — *Asterionella formosa* и *Cyclotella meneghiniana* — прогнозируется с учетом наблюдавшихся ИЧСР и векторов поглощения. Три возможных исхода взаимодействия обозначены разными значками. Бо́льшая часть экспериментов подтверждает прогноз, за исключением двух случаев, для которых соответствующие точки расположены близко к границе между областями. (По Tilman, 1977, 1982.)

гоприятствует одному из двух видов, и поэтому там наблюдается конкурентное исключение.

По-видимому, два вида могут конкурировать за два ресурса и сосуществовать до тех пор, пока соблюдаются два условия. Во-первых, среда (т. е. положение «точки снабжения») должна быть такова, чтобы первый вид был в большей степени ограничен одним ресурсом, а второй — другим. Во-вторых, каждый вид должен потреблять больше того ресурса, который в большей степени ограничивает его собственный рост. Таким образом, становятся понятнее причины сосуществования конкурирующих видов растений на основе дифференциального использования ресурсов. Ключевым моментом, по-видимому, должно быть подробное рассмотрение как динамики ресурсов, так и динамики популяций конкурирующих видов. Как и в других случаях сосуществования, связанных с разделением экологических ниш, существенным является то, что у обоих видов внутривидовая конкуренция выражена сильнее, чем межвидовая.

Для проверки правильности модели лучше всего подходят данные, полученные самим Тилманом при изучении им конкуренции между диатомовыми водорослями *Asterionella formosa* и *Cyclotella meneghiniana* (Tilman, 1977). Для каждого вида

Тилман непосредственно определял скорость потребления фосфатов и силикатов, а также вычерчивал изоклины НПП. На основе этих данных он предсказывал исход конкуренции в определенном диапазоне значений запаса ресурса (рис. 7.28). И наконец, он выполнил ряд экспериментов по конкуренции при разном положении «точек снабжения»; результаты этих экспериментов представлены на рис. 7.28. В большинстве случаев результаты эксперимента совпадали с прогнозом. В двух случаях, где совпадения не было, «точка снабжения» находилась очень близко от границы, разделяющей области. Таким образом, полученные результаты обнадеживающи, но они требуют экспериментального подтверждения на других группах растений и животных. Тем не менее подход, предложенный Тилманом, заслуживает того, чтобы вернуться к нему, что и будет сделано в гл. 18 при обсуждении роли межвидовой конкуренции в формировании структуры экологических сообществ.

Глава 8

Основные свойства хищничества

8.1. Введение: типы хищников

Определение хищничества. — Таксономическая и функциональная классификация хищников. — Истинные хищники. — Хищники с пастбищным типом питания. — Паразиты. — Паразитоиды.

Совершенно очевидно, что консументы в целом влияют на распределение и обилие объектов, которые они потребляют, и наоборот. Столь же очевидно и то, что изучение этих взаимодействий занимает центральное место в экологии. Однако познать сущность таких взаимодействий, диапазон и причины их многообразия — дело отнюдь нелегкое. Эти вопросы мы рассмотрим в настоящей главе и в нескольких последующих. Начнем с вопроса: в чем сущность хищничества? Другими словами, мы будем анализировать влияние хищничества на самих хищников и на их жертвы. Затем в следующей главе мы рассмотрим поведение хищников и то, как оно влияет на состав и количество потребляемой пищи. Глава 10 будет посвящена последствиям хищничества, а именно его влиянию на динамику популяций хищника и жертвы.

Проще всего хищничество можно определить как поедание одного организма (жертвы) другим организмом (хищником), причем жертва должна быть живой перед первым нападением на нее хищника. Такое определение исключает детритофагию, или потребление мертвого органического вещества, которая в свою очередь будет рассматриваться в гл. 11. Тем не менее данное определение охватывает широкий круг взаимодействий и большое разнообразие «хищников».

Существуют два основных способа классификации хищников. Ни один из них нельзя считать совершенным, но оба в определенных случаях могут быть полезными. Мы сразу же должны подчеркнуть, что в этих классификациях не будет преследоваться цель создания четкого и аккуратного каталога и не будут решаться какие-либо вопросы семантики. Однако выделяя различные типы хищников и устанавливая, в чем их сходство и различия, мы можем более полно понять сущность хищничества. Наиболее естественной, возможно, является «таксономическая» классификация: хищники в собственном значении этого слова поедают животных, растительноядные — растения, а всеядные — и тех и других. Альтернативой является «функциональная» клас-

сификация (Thompson, 1982), сходная с той, что в общих чертах уже рассматривалась в гл. 3. Согласно этой классификации, выделяют четыре основных типа хищников: истинные хищники, хищники с пастбищным типом питания, паразитоиды и паразиты (последняя категория, как отмечено в гл. 12, подразделяется на микропаразитов и макропаразитов).

Истинные хищники убивают свою жертву более или менее сразу после того, как нападут на нее, и в течение своей жизни они убивают довольно много разных особей. Часто они поедают жертву целиком, но некоторые хищники съедают только часть тела жертвы. Большинство из наиболее известных хищных организмов, такие, как тигры, орлы, божьи коровки и насекомоядные растения, являются истинными хищниками, но к ним относятся также питающиеся семенами грызуны и муравьи, фильтрующие планктон киты и т. д.

Хищники с пастбищным типом питания в течение своей жизни также используют большое число жертв, но они, как правило, съедают только часть каждой жертвы. Их воздействие на жертву может быть различным, но чаще всего бывает вредным. Тем не менее нападение такого хищника редко приводит к скорой гибели жертвы; точно предсказать летальный исход в таких случаях невозможно (иначе их следовало бы отнести к истинным хищникам). Наиболее характерными примерами могут служить крупные травоядные позвоночные, такие, как овцы и крупный рогатый скот; но, согласно определению, к хищникам с пастбищным типом питания можно, без сомнения, отнести и мух, которые кусают позвоночных животных, и пиявок, сосущих у них кровь.

Паразиты, как и хищники с пастбищным типом питания, обычно поедают только часть своей жертвы («хозяина»). Так же как и в предыдущем случае, их нападение на жертву, как правило, причиняет ей вред, но редко в короткое время приводит к летальному исходу. В отличие от хищников с пастбищным типом питания паразиты в течение своей жизни нападают всего на одну или на очень немногих особей. Таким образом, паразиты тесно связаны со своей жертвой (хозяином), что не характерно для истинных хищников и хищников с пастбищным типом питания. Ленточные черви, печеночная двуустка, вирус кори и туберкулезная палочка — все это обычные примеры паразитов. Кроме того, существует значительное число растений, грибов и микроорганизмов, паразитирующих на растениях (их часто называют «растительные патогены» или «фитопатогены»), например вирус табачной мозаики, ржавчинные грибы и головня, омела белая; существует также много растительноядных животных, которые, без сомнения, могут быть отнесены к паразитам. Тли, например, высасывают сок из одного или очень немногих особей растений, и даже гусеницы часто начинают свое




Фото 7. Паразитоиды. Слева: *Chrysis ignata* (Hymenoptera: Chrysididae), оса, паразитирующая на пчелах. Справа: *Aphidius hetricaria* (Hymenoptera: Braconidae) откладывает яйца в *Myzus persicae*, тлю. (Фотографии Heather Angel.)

развитие на одном и том же растении (хотя в этом случае связь не бывает столь тесной). Фитопатогены и животные, паразитирующие на животных, будут рассмотрены вместе в гл. 12. Паразитических растительноядных животных, подобных тлям и гусеницам, мы рассмотрим в этой главе и двух последующих. В этих трех главах они будут объединены с истинными хищниками, хищниками с пастбищным типом питания и паразитоидами под общим названием «хищник».

Паразитоидами (фото 7) называют группу насекомых, выделенную на основе сходства в поведении взрослых самок при откладке яиц и типа последующего развития личинки. Эти насекомые принадлежат главным образом к отряду перепончатокрылых (Hymenoptera), но включают также и многих двукрылых (Diptera). Взрослые насекомые-паразитоиды ведут свободный образ жизни, но яйца откладывают либо в тело другого насекомого, либо на его поверхность, либо рядом (либо, что бывает довольно редко, в пауков или мокриц). Вылупившиеся из яиц личинки паразитоидов развиваются внутри (или реже на поверхности) своего хозяина, который сам обычно еще не достиг взрослого состояния. Вначале личинка наносит хозяину незначительный вред, но по мере своего развития она почти целиком съедает его, и, таким образом, хозяин гибнет, не достигнув стадии куколки или во время нее. В конце концов из того, что было когда-то куколкой хозяина, появляется взрослый паразитоид, а не хозяин. Часто в каждом хозяине развивается только один паразитоид, но в некоторых случаях один хозяин заражен несколькими особями паразитоида. В целом подчеркнем, что паразитоиды тесно связаны с определенным организмом хозяина (подобно паразитам), они не вызывают быстрой гибе-

ли хозяина (подобно паразитам и хищникам с пастбищным типом питания), но со временем гибель хозяина неизбежна (этим паразитоиды напоминают истинных хищников). Может показаться, что выделение паразитоидов в качестве отдельной группы не вполне оправдано. Однако по некоторым оценкам к ним относится около 25% всех обитающих на Земле видов (Price, 1980). В этом нет ничего удивительного, если мы примем во внимание, что существует огромное число видов насекомых и многие из них имеют по меньшей мере одного паразитоида и что даже сами паразитоиды могут иметь своих паразитоидов. Кроме того, экологи интенсивно исследовали некоторые виды паразитоидов, что позволило получить обширную информацию, имеющую, непосредственное отношение к изучению хищничества в целом.

Для паразитоидов, а также для многих растительноядных насекомых, которые на личиночной стадии питаются растениями, интенсивность «хищничества» в значительной мере определяется скоростью откладки яиц самкой. «Нападением» на жертву или хозяина является кладка самкой каждого яйца, хотя в действительности именно личинка, которая вывелась из этого яйца, питается жертвой или развивается за счет хозяина. В большинстве других случаев интенсивность хищничества зависит от частоты встреч между самим хищником и его жертвой, т. е. хищник действительно нападает на жертву. В последующих разделах понятия «хищничество» и «нападение хищника» будут относиться к обоим типам поведения.

В оставшейся части этой главы мы должны рассмотреть основные черты хищничества. Мы рассмотрим влияние хищничества на отдельных особей жертвы (разд. 8.2), на популяцию жертвы в целом (разд. 8.3) и на особей самого хищника (разд. 8.4). В случае с истинным хищником или паразитоидом эффект от нападения на жертву прост: жертва оказывается убитой. Поэтому в разд. 8.2 мы сосредоточим внимание на жертвах, которые подвергаются нападению хищников с пастбищным типом питания или паразитов. Точнее, речь будет идти в основном о растительноядности. Этот вопрос требует от эколога особого внимания в первую очередь потому, что растительноядные животные могут действовать как истинные хищники, хищники пастбищного типа или паразиты, а также потому, что они могут поедать как целые растения, так и отдельные модули или даже части этих модулей. Таким образом, помимо того что растительноядность важна сама по себе, она является средством, позволяющим выявлять тонкие различия и разнообразные варианты воздействий хищников на свою жертву.

8.2. Влияние растительноядности на отдельные растения

Влияние растительноядности на растение зависит от того, в какой период жизненного цикла растения и какие именно его части подвергаются нападению. Откусывание листьев, высасывание сока, минирование, поедание меристемы, повреждение цветков или плодов и подгрызание корней — все это по-разному влияет на растение. Поэтому последствия дефолиации для развивающегося проростка вряд ли будут такими же, как и для растения, у которого появились свои собственные семена. Кроме того, поскольку растение после воздействия хищника остается некоторое время живым, эффект этого воздействия в значительной степени зависит от реакции самого растения. Минеральные соли или питательные вещества могут быть отведены из одной части растения в другую; может измениться общий уровень обмена веществ, относительная скорость роста корней, рост побегов и скорость воспроизводства; могут образоваться особые защитные вещества или ткани. В общем результат воздействия растительноядного организма может быть более или менее значительным, чем кажется. Он редко бывает таким, каким представляется на первый взгляд.

8.2.1. Компенсация у растений

Влияние растительноядных на снижение затенения. — Влияние растительноядных на мобилизацию запасных углеводов. — Влияние растительноядных на характер распределения продуктов фотосинтеза в растении. — Растительноядные способствуют увеличению интенсивности фотосинтеза на единицу листовой поверхности. — Растительноядные снижают смертность отдельных частей растений. — Несмотря на реакцию компенсации у растений, травоядные все же наносят им вред.

Отдельные растения могут компенсировать влияние растительноядных организмов различными способами. Во-первых, удаление листьев с растения может уменьшить затенение других листьев и вследствие этого привести к повышению у них интенсивности фотосинтеза. Если, напротив, удалены затененные листья (с нормальной интенсивностью дыхания, но низкой интенсивностью фотосинтеза, см. гл. 3), то у растения в целом может улучшиться соотношение между фотосинтезом и дыханием. Так, замечено, что жук-долгоносик *Phyllobius argentatus* питается главным образом на нижних, затененных листьях бука, расположенных ближе к стволу, отчего продуктивность всего растения меняется мало (Nielsen, Ejlerson, 1977).

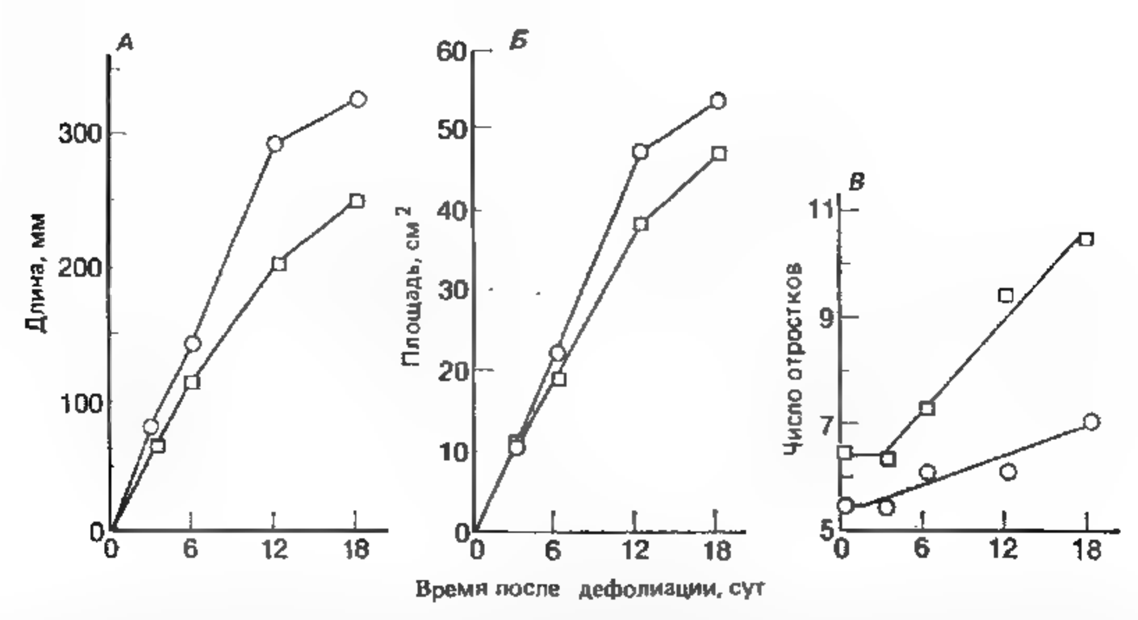


Рис. 8.1. После дефолиации *Lolium multiflorum* листья у растений сорта «Liscate» (кружки) отрастали лучше, чем у сорта «S. 22» (квадраты). Это выражалось в длине листьев (*А*) и в площади листовой поверхности (*Б*), но не в числе отростков (*В*). У растений сорта «Liscate» во время дефолиации содержание водорастворимых углеводов в корнях и стебле было на 27% выше, чем у «S. 22». (По Kigel, 1980.)

Во-вторых, сразу после повреждения растительноядным животным компенсаторная реакция многих растений выражается в использовании углеводов, запасенных в разных тканях и органах. Например, когда у растений двух сортов плевела многоцветкового (*Lolium multiflorum*) были полностью удалены листья, то у сорта «Liscate» с более высоким содержанием запасных углеводов в корнях и стеблях, наблюдалась более высокая начальная скорость восстановления листьев, чем у сорта «S.22» (рис. 8.1) (Kigel, 1980). Однако при кратковременных воздействиях хищника формирование новых тканей обычно обеспечивается не запасными веществами, а текущим фотосинтезом.

Под воздействием растительноядных организмов часто также изменяется распределение ассимилятов в растении; при этом, по-видимому, их соотношение в корнях и побегах остается на постоянном уровне. Если с побегов удалить листья, то повышается доля чистой продукции, поступающая в побеги, а если повредить корни, то возрастающий поток вещества направляется к ним (Crawley, 1983). Фактически же дефолиация травянистого растения часто приводит к прекращению роста его корней, при этом масса корней снижается, если отмирающие естественным путем корни не заменяются новыми (Ryle, 1970). Итак, растения с поврежденными корнями, недополучающие вследствие этого соответствующее количество воды, органических и минеральных питательных веществ, направляют больше ассимилированного вещества на восстановление корней; тогда как растения с поврежденными побегами и пониженным вследствие

этого фотосинтезом направляют большую часть полученных из почвы биогенных элементов и воды на восстановление стеблей и листьев. Это, безусловно, смягчает отрицательное воздействие растительноядности. Кроме того, перераспределение ассимилятов может компенсировать эффекты локального повреждения внутри растения. В некоторых случаях, когда побеги повреждены в разной степени, реакция растения выражается в увеличении потока углеводов к наиболее поврежденным побегам (например, плевел многоцветковый — Marshall, Sagar, 1968); но существуют некоторые виды трав, которые сокращают свои потери, перераспределяя углеводы в наименее поврежденные побеги (Ong et al., 1978).

Перераспределение ассимилятов может также играть компенсирующую роль в течение репродуктивного периода растения. Например, если соя (*Glycine max*) теряет плоды, то это компенсируется увеличением веса отдельных семян в оставшихся плодах (Smith, Bass, 1972).

Другим способом, с помощью которого растение компенсирует последствия воздействия растительноядного организма, является увеличение интенсивности фотосинтеза в расчете на единицу площади оставшихся листьев («скорость фотосинтеза на единицу листовой поверхности» или ФЕП). Для того чтобы понять, как работает этот механизм, мы должны вспомнить, что растения состоят из продуцирующих частей (чистые поставщики ассимилятов, обычно это — листья) и запасающих частей (чистые потребители ассимилятов, такие, как клубни, образующиеся листовые почки, корни и т. д.), а количество образованного продуцирующими частями растения вещества обычно довольно точно соответствует потребностям запасающих частей. Когда растение теряет часть листьев, ФЕП у оставшихся листьев часто увеличивается, что позволяет поддерживать примерное равенство между продукцией и потребностями в запасных веществах. Так, у *Agropyron smithii*, с которого в ходе эксперимента были удалены листья, наблюдалось 10%-ное увеличение интенсивности фотосинтеза на единицу листовой поверхности, продолжавшееся в течение последующих 10 дней, тогда как у контрольных растений этот показатель снизился на 10% (Painter, Detling, 1981). Компенсирующее увеличение ФЕП также может наблюдаться при образовании новых «запасающих частей», как в том случае, когда сосущие насекомые, такие, как тли, потребляют огромное количество углеводов. Однако если запасающие ткани разрушены растительноядными организмами, то ФЕП может уменьшиться (хотя в таких случаях более обычным является поддержание интенсивности запасания ассимилятов за счет образования новых тканей).

Компенсирующий рост часто наблюдается у растений, потерявших листья, когда почки, которые в ином случае оставались

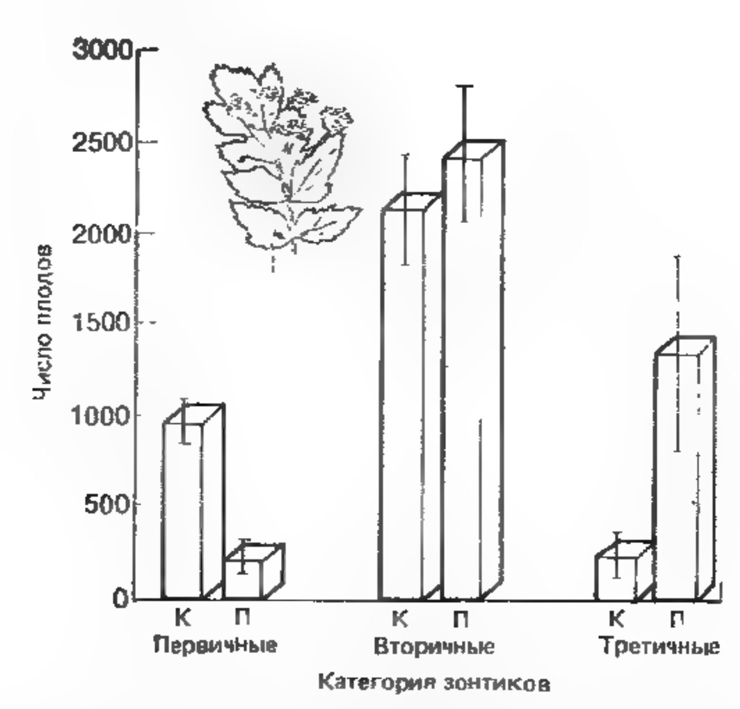


Рис. 8.2. Компенсация посредством пониженной скорости отмирания цветков. Несмотря на то, что бо́льшая часть цветков и плодов иа первичных зонтиках *Pastinaca sativa* бывает уничтожена морковной молью (*Depressaria heracliana*), поврежденные растения (П) образуют на вторичных зонтиках по сравнению с контрольными растениями (К) примерно такое же число плодов, а на третичных зонтиках – гораздо большее (средние значения ± стандартная ошибка). (Из Crawley, 1983, по Hendrix, 1979.)

бы в покоящемся состоянии, стимулируются к развитию. Обычно у оставшихся целыми частей растений отмечается также пониженная вероятность отмирания. Это особенно характерно для растений с высокой естественной частотой отмирания цветков до того, как из них образуются плоды или семена. Например, у дикого пастернака (*Pastinaca sativa*) на первичных зонтиках образуется умеренное количество семян, большое количество — на вторичных и совсем мало — на третичных; происходит это из-за отмирания цветков еще до того, как появятся семена (рис. 8.2). Однако если растение подвергалось нападению морковной моли (*Depressaria heracliana*), то, хотя большая часть цветков и семян на первичных зонтиках оказывается уничтоженной, это мало влияет на вторичные зонтики и сильно понижает частоту абортирования цветков на третичных зонтиках. Таким образом, в целом количество образовавшихся семян остается почти неизменным (Hendrix, 1979).

Итак, ясно, что отдельные растения компенсируют влияние растительноядных организмов разными способами. Однако полная компенсация происходит редко. Обычно растения все же повреждаются растительноядными организмами, даже несмотря на то что компенсаторные реакции направлены на нейтрализацию вредного воздействия. Кроме того, как мы увидим в дальнейшем, существует много случаев, в которых эффекты растительноядности выражены сильнее, чем может показаться на первый взгляд.

8.2.2. Непропорциональные воздействия на растения

Кольцевое сдирание коры животными и уничтожение меристемы может убить растение. — Травоядные могут служить переносчиками болезней растений.— Выедание растительноядными и конкуренция, действуя совместно, часто приводят к весьма серьезным последствиям. — Травоядные могут на первый взгляд оказывать весьма незначительное влияние, которое на самом деле может быть достаточно глубоким.

Одним из наиболее ярко выраженных случаев, когда удаление небольшой части растения оказывает непропорционально сильное воздействие, является кольцевое сдирание коры козами, белками, кроликами, полевками и овцами. Камбиальные клетки флоэмы при этом отрываются от одревесневшей ксилемы и перенос углеводов от листьев к корням нарушается. Таким способом эти вредители часто уничтожают молодые деревца на лесных плантациях, удаляя лишь очень небольшую часть тканей. Слизни, которые питаются поверхностными тканями растений, также могут наносить гораздо больший вред молодым травянистым растениям, чем можно было бы ожидать, если учитывать только количество съеденного материала (Harper, 1977). Слизни подгрызают молодые побеги у самой поверхности почвы. Они оставляют на земле несъеденными упавшие листья, но объедают меристематическую зону у основания побегов, из которой мог бы начаться повторный рост. Таким образом, слизни эффективно разрушают растение.

Являясь переносчиками фитопатогенов, растительноядные животные тем самым также оказывают на растения сильное вредное воздействие: не столь важно то, что они забирают у растения, важнее то, что они ему передают! Например, жуки-сколетиды, питающиеся на растущих побегах вяза, способствуют заражению дерева грибами, которые вызывают голландскую болезнь вяза. Это заболевание в шестидесятых годах привело к гибели огромное число вязов на северо-востоке США и по существу уничтожило ильмовые леса на юге Англии в семидесятые и начале восьмидесятых годов (Strobel, Lanier, 1981). Сходным образом воздействие гусениц бабочки *Cactoblastis*, которая сдерживает распространение кактусов *Opuntia* в Австралии (разд. 19.4; рис. 19.15), в значительной мере связано с появлением повреждений, которые заселяются бактериями, разрушающими ткани кактуса (Dodd, 1940).

Возможно, что влияние растительноядных организмов на растения оказывается сильнее, чем это кажется на первый взгляд, в результате взаимодействия эффектов, обусловленных повреждением фитофагами, и конкуренцией между растениями (Whittaker, 1979). Так, вполне умеренный уровень выедания в комбинации с конкурентными взаимодействиями может ока-

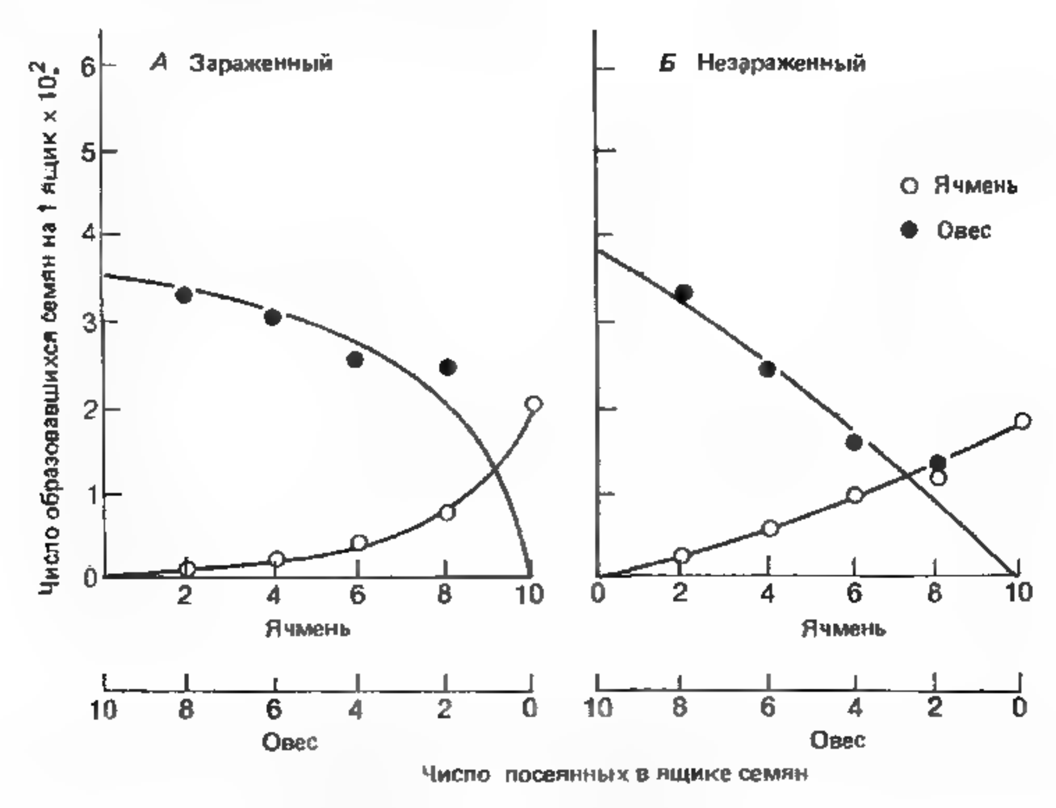


Рис. 8.3. Результаты экспериментов по совместному выращиванию овса и ячменя при постоянной общей плотности изменялись, если почву заражали повреждающей корни овсяной нематодой *Heterodera avenae*. (Из Sibma et al., 1964.)

зывать сильное и часто губительное влияние на растения. Например, на рис. 8.3 показаны результаты эксперимента, в котором в двух сериях с постоянной общей плотностью растений совместно выращивали овес и ячмень (Sibma et al., 1964). В одной из серий почва была заражена корневыми нематодами (*Heterodera avenae*), к которым овес был восприимчив, а ячмень нет. В другой серии почва не была заражена. В монокультуре нематоды на овес не влияли, и в незараженной почве овес легко выигрывал в конкурентной борьбе с ячменем. Но сочетание повреждающего действия нематод и конкуренции со стороны ячменя оказывало сильное отрицательное влияние на посевы овса (рис. 8.3). Сходное явление наблюдали на примере утесника обыкновенного (*Ulex europaeus*). Если кролики объедали верхушки молодых растений, растущих на открытом месте, то побеги образовывались из нижних почек и растение просто становилось более кустистым. Но когда утесник находился в зарослях высокой травы, затененные нижние почки не развивались и растение часто погибало (Chater, 1931).

И наконец, степень воздействия растительноядных организмов может недооцениваться потому, что они потребляют сок или ксилему, не нанося при этом заметных физических повреждений растению. В качестве примера можно привести влияние тли *Eucallipterus tiliae* на рост ветвей липы *Tilia vulgaris* (Dixon, 1971). Тли, которые живут на листьях и высасывают сок из

флоэмы с помощью колющих стилетов, могут быстро размножаться, достигая чрезвычайно высокой численности: на дереве высотой 14 м, несущем 58 000 листьев, иногда находится более миллиона тлей. Однако сравнивая здоровые и зараженные ветви в тот момент, когда листья выросли наполовину, Диксон не обнаружил различий в толщине ствола, увеличении высоты, в числе и размерах листьев. Но поражение тлями привело к фактическому прекращению роста корней, а это в свою очередь через год привело к тому, что увеличение массы пораженных ветвей составило всего 8% от массы здоровых. Следовательно, внешнее проявление воздействия тлей было обманчивым; надземные части пораженных деревьев росли нормально, но деревья почти не нарастили новых корней и их масса увеличилась очень незначительно, что, без сомнения, отразится и на их дальнейшем развитии.

8.2.3. Защитные реакции растений

Одна из реакций растений на воздействие растительноядных организмов — инициация или усиление образования защитных структур и химических соединений. Это требует от растения дополнительных затрат, но зато оно получает выигрыш от снижения последующего пресса растительноядных организмов. Так, например, у сосны, подвергающейся нападению рогохвостов и пилильщиков, изменялся метаболизм фенола и появлялись новые химические защитные вещества (Thiegles, 1968); искусственно поврежденные растения картофеля и томатов продуцировали повышенное количество ингибиторов протеазы (Green, Ryan, 1972); а шипы на ежевике, которую объедает крупный рогатый скот, отрастают более длинными и острыми, чем на соседних неповрежденных растениях (Abrahamson, 1975). Кроме того, реакции растения обычно приводят к уменьшению эффекта от последующих нападений на него.

Например, после дефолиации лиственницы лиственничной молью, *Zeiraphera diniana*, выживаемость и плодовитость бабочек в течение последующих 4—5 лет понизились в результате замедленного образования листьев, их повышенной жесткости, возросшей концентрации волокон и смолы и пониженного содержания азота (Baltensweiler et al., 1977). Сходным образом у американских зайцев-беляков (*Lepus americanus*) наблюдаются все признаки неблагоприятного воздействия, обычно связанного с высокой плотностью популяции (см. гл. 15), если они питаются листьями березы, восстановившимися после сильной дефолиации (Bryant, Kuropat, 1980).

8.2.4. Воздействие растительноядных организмов и выживание растений

Повторная дефолиация может привести к гибели растений. — Бóльшая часть проростков уничтожается растительноядными.

Как правило, растительноядные организмы чаще всего повышают чувствительность растений к факторам смертности, чем сами непосредственно убивают растение. Однако потеря листьев несколько раз подряд может очень сильно повлиять на растение. Так, однократное уничтожение листьев дуба гусеницами *Lymantria dispar* приводит только к 5%-ной смертности (не отличается от естественной смертности среди неповрежденных деревьев в густом лесу); но трехкратная сильная дефолиация вызывает увеличение смертности до 80% (Stephens, 1971).

Однако, для того чтобы уничтожить проросток — еще не окрепшее растение, у которого возможности компенсировать вредные воздействия развиты слабо, — бывает достаточным даже однократное нападение. Действительно, еще в 1859 г. Чарлз Дарвин (рис. 8.4) писал: «...на клочке земли размером три на два фута, вскопанном и расчищенном, так что другие растения не могли заглушать ростки, я отмечал все проростки наших местных сорняков по мере их появления; из 357 экземпляров не менее 295 были повреждены главным образом слизнями и насекомыми». Совершенно очевидно, что повреждение семян оказывает еще более выраженное вредное воздействие на будущие растения.

8.2.5. Растительноядные организмы и рост растений

Травянистые растения особенно устойчивы к выеданию хищниками с пастбищным типом питания.

Влияние растительноядных организмов может быть выражено в разной степени — от полного прекращения роста до незначительного воздействия на его скорость. При одновременном появлении листьев на растении влияние дефолиации в значительной мере зависит от времени воздействия: в начале сезона вегетации удаление 75% листьев у зрелого дуба приводит к 50%-ной потере в образовании древесины, но в более поздний период сходное воздействие не сказывается заметно на росте (Franklin, 1970; Rafes 1970). Напротив, у растений с растянутым периодом появления листьев потеря молодых листьев может быть компенсирована появлением новых.

Растениями, наиболее устойчивыми к выеданию, почти всегда оказываются травы. У большинства видов трав меристема находится почти вровень с землей среди листовых влагалищ и, таким образом, эта главная точка роста (и отрастания новых

листьев) обычно бывает защищена от выедания. После того как трава объедена, новые листья отрастают либо за счет запасенных углеводов, либо за счет ассимилятов уцелевших листьев; часто также образуются новые побеги.

8.2.6. Растительноядные организмы и плодовитость растений

Более мелкие растения образуют меньше семян. — Растительноядные могут задерживать зацветание растений, что приводит к увеличению продолжительности жизни растения. — Травоядные часто непосредственно разрушают репродуктивные органы, но питающиеся пыльцой и плодами животные часто «выгодны» для растений. — Даже некоторые семеноядные животные полезны для растений. — Хотя в целом растительноядные наносят растениям вред.

Изменение плодовитости растения в результате повреждения их растительноядными организмами до некоторой степени отражает воздействие этих организмов на рост растений: более мелкие растения дают меньше семян. Но влияние растительноядных организмов на плодовитость этим не ограничивается. Одной из наиболее распространенных реакций растения на повреждение растительноядными животными является задержка цветения. В пределах сезона эта задержка может принести особенно большой ущерб, если она приводит к снижению частоты контактов с опылителями в конце периода вегетации или повышает вероятность подвергнуться воздействию морозов. Например, отросшие побеги крестовника (*Senecio jacobaea*), несущие в ноябре цветки, очень чувствительны к морозам (Crawley, 1983). Кроме того, у долгоживущих видов с однократным размножением цветение после объедания их растительноядными организмами задерживается на год или более; и это обычно приводит к увеличению продолжительности жизни таких растений, поскольку после однократного интенсивного размножения они почти обязательно гибнут (гл. 4). Мятлик однолетний (*Poa annua*), высеянный на газоне, можно поддерживать зеленым и сделать его практически вечным, если скашивать этот злак каждую неделю (Crawley, 1983), тогда как в природных условиях, где есть возможность цвести, он живет всего лишь один год, что отражено в его названии.

Обычно степень влияния дефолиации на плодовитость растения существенно зависит от времени, когда она произошла. Если удалить листья, до того как сформировались цветки, то степень снижения плодовитости в основном определяется способностью растения к компенсации. Ранняя дефолиация растения с последующим восстановлением листьев оказывает незначительное влияние на плодовитость, но там, где дефолиация

происходит позднее или где листья вырастают одновременно, цветение будет подавлено или даже полностью прекратится. Если листья удалены после образования цветков, то это обычно отражается на числе и размерах отдельных семян.

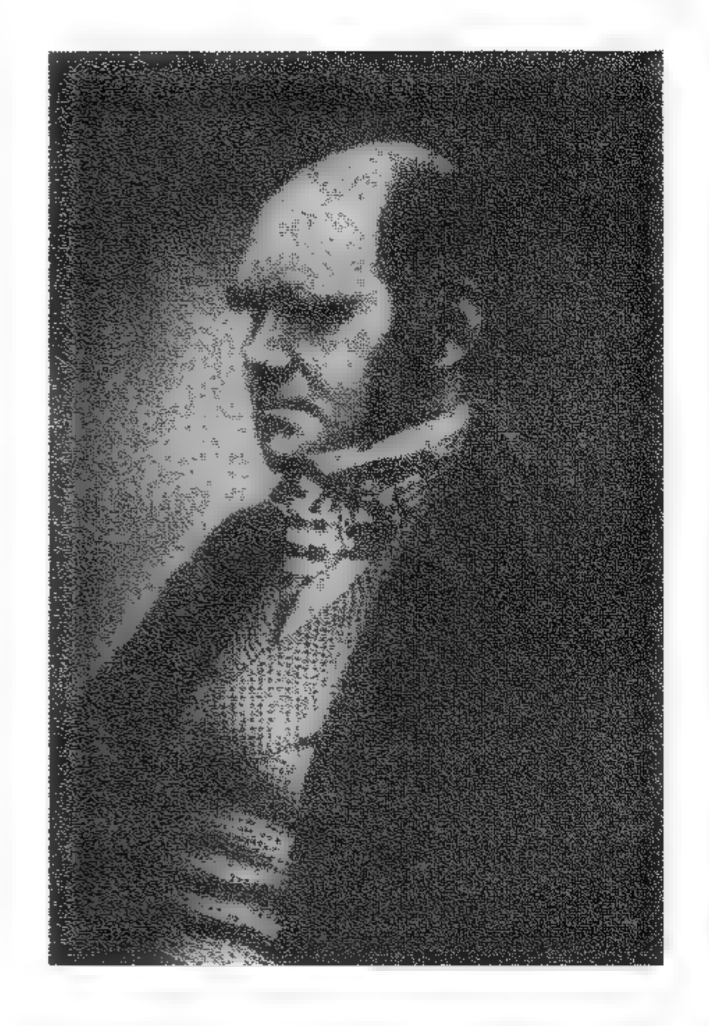


Рис. 8.4. Чарлз Дарвин. (Фотография из собрания Mary Evans.)

Непосредственное уничтожение цветков, плодов или семян на растении, очевидно, гораздо сильнее влияет на плодовитость, чем дефолиация. Так, на одном из пастбищ в Северном Уэльсе с интенсивным выпасом скота только на 15% цветущих лютиков (*Ranunculus* spp.) образовывалось хоть какое-то количество семян, тогда как на лугах при слабом выпасе семена образовывались у 48% растений (Sarukhan, 1974). Долгоносик *Rhinocyllus conicus*), который питается на бутонах чертополоха поникающего (*Carduus nutans*), был с успехом использован для борьбы с этим сорняком в Вирджинии, США, где благодаря этому численность чертополоха уменьшилась на 95% (Kok, Surles, 1975).

Важно, однако, понять, что многие случаи поедания репродуктивных тканей в действительности являются мутуалистическими взаимодействиями, т. е. выгодными как для растительноядного животного, так и для растения (гл. 13). Животные, которые питаются пыльцой и нектаром, поневоле переносят при этом пыльцу с одного растения на другое; существует большое число поедающих плоды животных, которые также приносят чистую пользу и родительскому растению и отдельным семенам в плодах. В частности, большая часть питающихся плодами позвоночных животных либо поедает мякоть плода, а семена выбрасывает, либо поедает плод целиком, но семена выделяет с экскрементами. Все это приводит к распространению семян, при этом они повреждаются редко и их всхожесть часто повышается. Растение, таким образом, может полагаться на животное, поедающее его плоды, и по меньшей мере в одном случае это, по-видимому, имело глубокие последствия. Темпл (Temple, 1977) утверждал, что дерево *Calvaria major* на о. Маврикий не размножалось за последние 300 лет потому, что для этого необ-

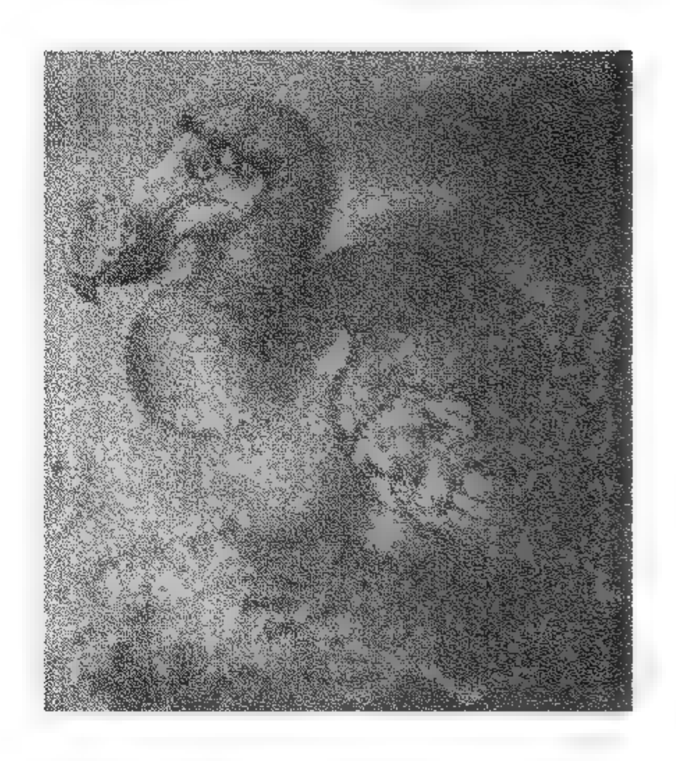


Фото 8. Дронт, изображенный Джоном Сэвери примерно в 1650 г., демонстрируется вместе с остатками головы и ноги в музее Оксфордского университета. (С разрешения комиссии по научным коллекциям, музей Оксфордского университета.)

ходимо, чтобы его семена были обработаны ныне вымершим дронтом (фото 8). Темпл скормил 17 семян *Calvaria* домашним индейкам, и, хотя семь из них были раздавлены в мускульном желудке птиц, три из оставшихся десяти впоследствии проросли, после того как были высажены в питомнике. Это вероятно, первые семена *Calvaria*, проросшие за последние 300 лет.

Но вот, насекомые, которые питаются плодами, вряд ли могут положительно влиять на растение. Они никак не способствуют распространению семян, и, кроме того, они могут даже сделать плоды менее привлекательными или вовсе несъедобными для позвоночных. Однако, некоторые крупные животные, которые обычно уничтожают семена, могут также играть роль в их распространении, следовательно, могут хотя бы частично приносить растению пользу. К этим животным относятся некоторые виды, делающие запасы, например белки, которые собирают орехи и закапывают их в различных местах; другие животные устраивают «склады семян»; это — некоторые мыши и полевки, прячущие в нескольких тайниках семена, собранные с большой площади. В обоих случаях достаточно большое число семян поедается, но остальные семена рассредоточены и спрятаны от других консументов, и многие из них никогда не будут вновь обнаружены животными, устроившими эти склады (Crawley, 1983).

Поедание плодов занимает одну часть спектра разнообразных воздействий, которые растительноядные животные оказывают на растения. Мы видели, что воздействия на растения хищников с пастбищным типом питания и паразитов чрезвычайно многообразны и часто сложны для анализа, особенно если учесть реакции на эти воздействия растений. Однако в целом остается справедливым утверждение о том, что растительноядные животные приносят растениям вред.

8.3. Влияние хищничества на популяцию жертвы

Нападения хищников часто направлены на наиболее слабых жертв. — Воздействие хищников часто компенсируется снижением внутривидовой конкуренции, однако компенсация обычно бывает не полной. — Уменьшение воздействия одного типа хищничества приводит к компенсирующему возрастанию другого типа.

Если известно, что хищничество отрицательно влияет на отдельных особей жертвы (жертвами могут быть как животные, так и растения), то можно ожидать, что и на популяцию жертвы в целом хищничество будет влиять отрицательно. Однако на уровне популяции эти эффекты не всегда легко предсказать по следующим важным причинам: 1) уничтоженные (или поврежденные) особи не всегда представляют собой случайную выборку из всей популяции; 2) избежавшие гибели особи часто проявляют реакции, которые компенсируют потери популяции.

Эррингтон (Errington, 1946) в течение длительного времени тщательно изучал популяции ондатры (*Ondatra zibethica*) на севере центральной части США. Он проводил учеты, регистрировал гибель и перемещения особей, следил за судьбой отдельных потомков и особенно тщательно контролировал хищничество со стороны американской норки (*Mustela vison*). Эррингтон обнаружил, что на взрослых ондатр, занимавших прочное положение на своем индивидуальном участке, норки, как правило, не нападали; но кочующие особи, которые не имели своего участка, или особи, испытывавшие недостаток в воде или пострадавшие от внутривидовых схваток, очень часто уничтожались хищником. Таким образом, убитыми оказывались те ондатры, которые имели меньше всего шансов на выживание и на успех в размножении. Сходные результаты были получены при изучении хищничества на других позвоночных. Наиболее вероятными жертвами оказывались молодые, бездомные, больные и одряхлевшие животные. Следовательно влияние хищничества на популяцию жертвы гораздо слабее, чем можно было ожидать.

Сходные примеры могут быть приведены и для растительных популяций. В Австралии гибель зрелых эвкалиптов, вызванная уничтожением листьев пилильщиками (*Perga affinis affinis*), почти полностью ограничивалась ослабленными деревьями на бедных почвах или деревьями, пострадавшими от повреждения корней или от изменившегося вследствие культивации дренажа (Carne, 1969).

Воздействие хищничества также может быть ограничено компенсирующими реакциями выживших особей — чаще всего это происходит благодаря снижению внутривидовой конкуренции. Так, в эксперименте, в ходе которого было отстрелено

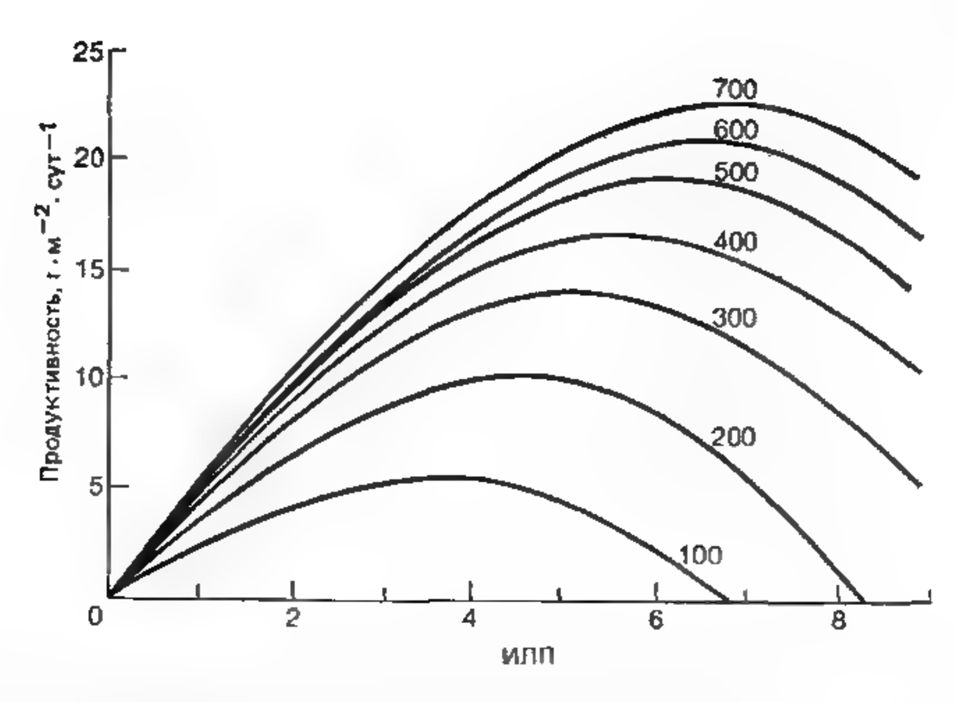


Рис. 8.5. Чистая продуктивность клевера подземного представляет собой колоколообразную функцию индекса листовой поверхности (ИЛП). С ростом освещенности (Дж·см$^{-2}$·сут$^{-1}$) оптимальное значение ИЛП увеличивается, поскольку свет проникает глубже в крону, и выше точки компенсации оказывается все больше листьев. (Из Crawley, 1983, по Black, 1964.)

большое количество вяхирей (*Columba palumbus*), отстрел не привел к увеличению общего уровня зимней смертности, а прекращение охоты не вызвало роста численности голубей (Murton et al., 1974). Это произошло потому, что численность выживших голубей в конечном счете определялась не числом отстреленных особей, а доступностью корма и, кроме того, после снижения плотности популяции в результате отстрела снизился уровень внутривидовой конкуренции и естественной смертности, а приток птиц-иммигрантов увеличился, поскольку они получили доступ к неиспользованным пищевым ресурсам.

В самом деле, всякий раз, когда плотность популяции достаточно высока, вследствие чего происходит внутривидовая конкуренция, воздействие хищников на популяцию будет компенсировано последующим снижением внутривидовой конкуренции. Этот эффект отчетливо прослеживается при анализе колоколообразных кривых зависимости чистого пополнения или чистой продуктивности от плотности, обсуждавшихся в разд. 6.5. Если число размножающихся особей невелико, то величина чистого пополнения низка, как низка и чистая продуктивность растений после их частичной дефолиации (низкое значение индекса листовой поверхности). Однако величина чистого пополнения также низка при повышенной скученности особей; а продуктивность растений низка там, где индекс листовой поверхности высок и велика роль затенения (рис. 8.5). Поэтому, если хищник или растительноядный организм эксплуатирует популяцию, плотность которой соответствует правой части кривой, то плотность этой

популяции падает, а чистое пополнение или чистая продуктивность возрастает (рис. 8.5). Скорость восстановления популяции при этом увеличивается.

Вероятно, этот эффект наиболее выражен в популяциях растений (особенно травянистых), где компенсация идет не только за счет выживших особей, но и за счет уцелевших частей растений. Таким образом, даже если дефолиация оказывает губительное воздействие на отдельные побеги или даже на целые растения, это может не иметь серьезных последствий для урожая в целом. Действительно, если потеря листьев приводит к увеличению чистой продуктивности популяции, то при этом количество ассимилятов, доступных для образования и созревания семян, может возрасти. Отмечалось, что выедание посевов пшеницы, ржи и овса осенью в дальнейшем может способствовать повышенному образованию семян (Sprague, 1954).

Однако далеко не всегда компенсация безупречна. Когда из экспериментальной популяции ежедневно удаляли 75% появляющихся взрослых особей падальной мухи (*Lucilia cuprina*), численность популяции снизилась на 40%, хотя некоторая компенсация все же происходила (Nicholson, 1954b). Точно так же, когда в результате удаления листьев индекс листовой поверхности в популяции клевера подземного снизился до 4,5 (левая ветвь кривой на рис. 8.6), произошло резкое снижение скорости образования листьев. Следовательно, влияние хищничества, как правило, приводит к компенсирующему ослаблению внутривидовой конкуренции. Но столь же очевидно и то, что роль механизмов компенсации ограниченна (особенно в популяциях растений при низкой плотности). Эти проблемы будут подробнее рассматриваться в разд. 10.8 при разборе вопроса, касающегося получения урожая. Пока же следует отметить, что человек, собирая повторные урожаи, полагается на компенсирующие возможности популяций; однако ограниченность этих возможностей может привести чрезмерно эксплуатируемую популяцию к черте (или за ее пределы), за которой популяция вымирает.

Компенсация в пределах популяции не всегда связана со снижением внутривидовой конкуренции. Уменьшение воздействия хищничества одного типа может привести к зависимому от плотности компенсирующему возрастанию другого типа. Например, в табл. 8.1 приведены результаты эксперимента, в ходе которого следили за судьбой семян дугласии (*Pseudotsuga menziesii*), высаженных на открытом участке и на участке, огороженном от позвоночных животных (Lawrence, Rediske, 1962). Как правило, защитные экраны эффективно действовали в тех случаях, когда защищали посадки от птиц и грызунов. Однако при этом увеличивалось отрицательное воздействие насекомых и особенно грибов на семена и проростки; в целом выживае-

мость изменилась сравнительно мало. Еще раз подчеркнем, что компенсирующие явления уменьшают, но не уничтожают эффекты хищничества.

8.4. Влияние потребления пищи на консументов

Для успешного поддержания жизнедеятельности консументам необходимо превышать некий пороговый предел потребления. — Консументы могут насыщаться. — Семенные годы и насыщение консументов семенами. — Увеличение численности консументов ограничено продолжительностью их времени генерации. — Качество, а не количество пищи имеет существенное значение для консумента.

Благоприятное влияние пищи на отдельных особей хищника вообразить нетрудно. Увеличение количества съеденной пищи, вообще говоря, приводит к повышению скорости роста, развития и размножения и к снижению смертности. При любом обсуждении внутривидовой конкуренции между консументами (гл. 6) в конечном счете подразумевается следующее: высокая плотность популяции, с которой связана низкая обеспеченность особей пищей, приводит к пониженной скорости роста, высокой смертности и т. д. Сходным образом, многие эффекты миграций, рассмотренные выше (гл. 5), отражают реакцию отдельных консументов на распределение доступного корма. Однако существует ряд ситуаций, в которых связь между скоростью потребления пищи и выигрышем, полученным хищником, оказывается сложнее, чем кажется на первый взгляд.

Всем животным в первую очередь необходимо некоторое количество пищи просто для поддержания жизнедеятельности (рис. 8.6), и если это пороговое значение не будет превышено, то животное не сможет расти и размножаться и, таким образом, не сможет оставить потомство. Другими словами, низкая скорость потребления пищи не просто дает консументу слишком маленький выигрыш, а скорее влияет на скорость, с которой он приближается к гибели от голода.

Вместе с тем нельзя ожидать, что рождаемость, скорость роста и выживаемость консументов по мере увеличения доступности пищи будут расти до бесконечности. Консументы достигают *состояния насыщения,* и скорость потребления пищи постепенно выходит на постоянный уровень, при котором она не зависит от количества доступного корма (рис. 8.7); следовательно, выигрыш, получаемый консументом, также достигает постоянного уровня. Таким образом, существует предельное количество пищи, которое данная популяция консумента в состоянии съесть, предел вредного воздействия на популяцию своей жертвы и предел, до которого может увеличиваться численность популяции консумента.

Таблица 8.1. Судьба семян дугласии, высаженных на открытом и огороженном участках (в процентах). Снижение урона от птиц и грызунов на огороженных участках сводилось на нет уничтожением семян насекомыми и грибами. (Из Lawrense, Rediske, 1962.)

	Участки	
	открытые	защищенные
До прорастания		
Потери от:		
грибов	19,0	20,1
насекомых	9,5	12,8
грызунов	14,0	1,8
птиц	4,1	0,9
неизвестных причин	6,8	1,8
Общие потери за этот период	53,4	37,4
Уцелевшие семена	46,6	62,6
Период прорастания		
Не проросшие от:		
поражения грибами	13,1	17,3
невсхожести семян	12,7	10,5
Всего не проросло	25,8	27,8
Проростки	20,8	34,8
Ювенильный период (через 1 год после прорастания)		
Гибель от:		
грибов	5,4	12,8
других причин	7,3	4,6
общая гибель	12,7	17,4
Выжившие проростки	8,2	17,4

Весьма интересная ситуация, когда все популяции консументов наедаются до полного насыщения, возникает во время так называемых *семенных* лет; в эти годы бóльшая часть деревьев одного вида в какой-либо географической области одновременно образуют большое количество семян; в остальное время продукция семян невелика (рис. 8.8). Особенно часто это наблюдается у тех видов деревьев, которые обычно страдают от интенсивного выедания семян (Silvertown, 1980), и, следовательно, для них особенно важно то, что в семенные годы возможность избежать этого, как правило, гораздо выше, чем в остальное время. В семенные годы все особи животных, питаю-

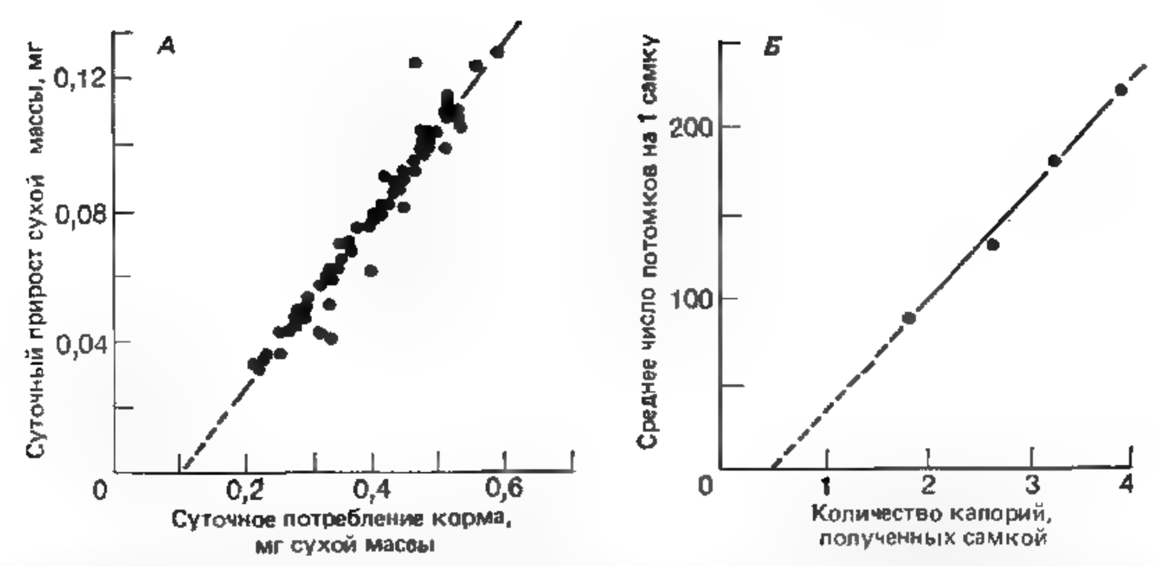


Рис. 8.6. Пороговое количество жертв для хищников. *А*. Рост паука *Linyphia triangularis* (Turnbull, 1962). *Б*. Размножение ветвистоусых ракообразных *Daphnia pulex* var. *pulicaria* (Richman, 1958). (По Hassell, 1978.)

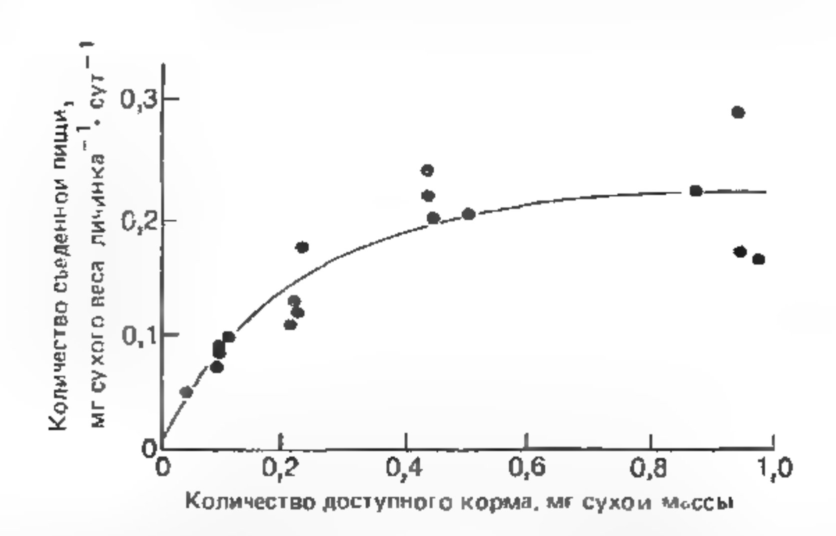


Рис. 8.7. С увеличением количества пищи (листья крестовника *Senecio jacobaea*), доступного для гусениц киноварной моли (*Tyria jacobaeae*) первого возраста, количество съеденной пищи растет и достигает постоянного уровня. (Из Crawley, 1983, по Zahirul Islam, 1981.)

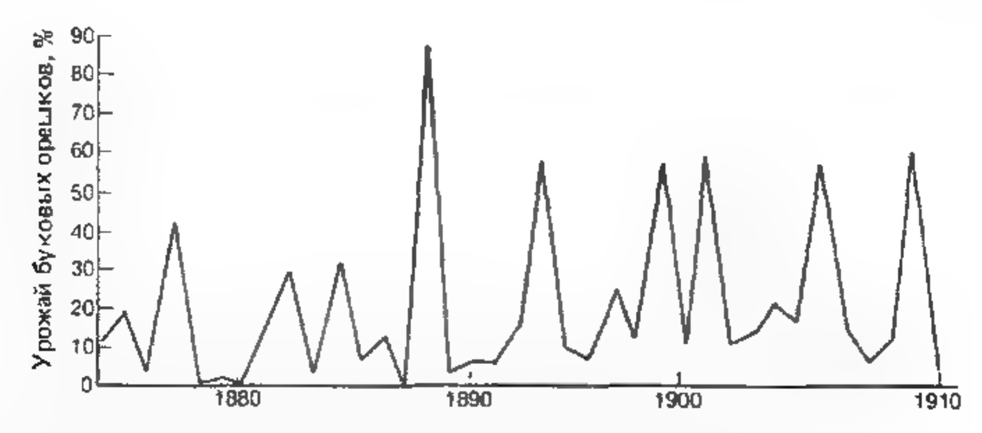


Рис. 8.8. Урожайность семян: многолетние колебания урожая буковых орешков (*Fagus sylvatica*) в Рорбрунне. (Из Rohmeder, 1967.)

щихся семенами, насыщаются, но численность популяции не может увеличиться так быстро, чтобы использовать избыток семян. К тому времени, когда численность консументов возрастает (обычно на следующий год), обилие пищи сменяется ее острым недостатком.

Вместе с тем большой урожай семян требует от растения больших затрат внутренних ресурсов. У ели в семенной год прирост уменьшается в среднем на 38% по сравнению с другими годами, а прирост годовых колец у лесных деревьев в урожайный год может уменьшиться так же сильно, как при полном объедании листьев гусеницами. Годы с низким урожаем семян, таким образом, являются периодами, в которые происходит восстановление затраченных ресурсов дерева. Наконец, синхронность в образовании большого количества семян у отдельных деревьев, очевидно, важна для насыщения потребителей семян; важно и то, что урожайные годы часто связаны с климатическими изменениями.

Кроме того, что рассмотренный пример с урожайностью иллюстрирует потенциальную важность насыщения хищника, он выдвигает на первый план еще один вопрос, который связан с временными масштабами взаимодействия. Потребители семян не в состоянии извлечь из обильного урожая максимальную прибыль (или нанести максимальный урон), потому что время их генерации слишком велико. Гипотетический потребитель семян, который в течение сезона мог бы дать несколько поколений, был бы способен на обильном корме экспоненциально увеличить свою численность и уничтожить урожай. Вообще говоря, консументы с относительно коротким временем генерации проявляют тенденцию к повторению колебаний обилия своей жертвы, тогда как консументам с относительно продолжительным временем генерации необходим более длительный период, чтобы отреагировать на увеличение численности жертвы и восстановить свою численность после ее снижения.

В гл. 3 подчеркивалось, что обилие, т. е. количество жертв или потребляемой пищи, может иметь меньшее значение, чем ее качество. Действительно, качество пищи, которое имеет как положительную (концентрация питательных веществ), так и отрицательную (концентрация токсинов) стороны, может быть оценено только по влиянию съеденной пищи на животное; в первую очередь это относится к растительноядным животным. Например, как было показано на с. 406, выживание и плодовитость лиственничной листовертки-почкоеда и зайца-беляка так же сильно зависят от качества их пищи, как и от того, сколько этой пищи съедено. С этой же точки зрения Синклер (Sinclair, 1975) изучал влияние качества (содержание белка) травы на выживание антилопы гну в Серенгети, Танзания. Несмотря на то что гну выбирают наиболее богатые белком растения и их

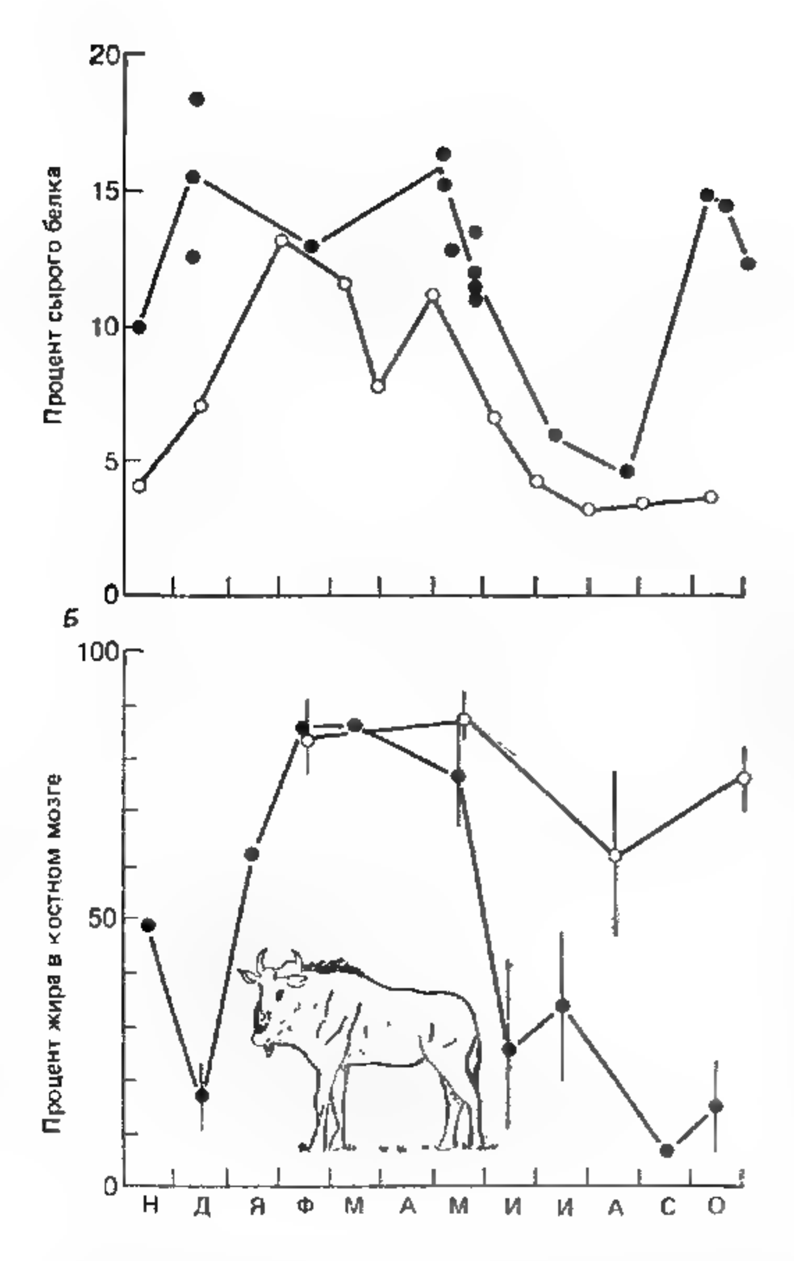


Рис. 8.9. *А*. Количество корма, оцененное в процентах сырого белка, который был доступен (белые кружки) и поедался (черные кружки) гну в Серенгети в 1971 г. Во время сухого сезона, несмотря на избирательное питание, этот показатель падал ниже поддерживающего уровня баланса азота (5—6% сырого белка). *Б*. Содержание жира в костном мозге у живых самцов (белые кружки) и у погибших от естественных причин (черные кружки). Вертикальными линиями показаны 95%-ные доверительные интервалы. (По Sinclair, 1975.)

части (рис. 8.9, *А*), в сухой сезон они поедают такой корм, содержание белка в котором даже ниже уровня, необходимого для поддержания жизнедеятельности (5—6% сырого белка), и, судя по израсходованным жировым запасам погибших самцов (рис. 8.9, *Б*), это обстоятельство служило важной причиной смертности. Кроме того, очень существенным является то, что в конце беременности и в период лактации (у гну это декабрь — май) потребности в белке у самок в три-четыре раза выше нормы (Agricultural Research Council, 1965). Из этого ясно, что недостаток высококачественной пищи (а не просто нехватка пищи вообще) может оказывать очень сильное влияние на рост, выживание и плодовитость консумента.

Животное, особенно если речь идет о растительноядных, может на первый взгляд находиться среди обильного корма и в то же время испытывать его нехватку. Эту ситуацию легко понять, если представить себе, что мы имеем вполне пригодную пищу, но эта пища размешана в огромном бассейне с водой. В этом бассейне есть все, что нам необходимо; мы на-

ходимся рядом с ним, но, прежде чем мы выпьем достаточное количество воды и получим питательные вещества для поддержания собственной жизнедеятельности, мы можем погибнуть от голода. Точно так же растительноядные животные могут часто иметь дело с запасами белка, которые настолько разбавлены другими веществами, что переработка этих веществ для получения необходимой пищи вызывает немалые затруднения. Вспышки численности растительноядных насекомых могут в таком случае быть связаны с редкими периодами подъема концентрации белка в растениях, которыми они питаются, что, как предполагал Уайт (White, 1978, 1984), вызывается необычно засушливыми или, наоборот, слишком влажными условиями. В целом, безусловно, ясно, что, во-первых, потребление пищи не является безоговорочно полезным для консумента и, во-вторых, воздействие на популяцию жертвы не является безоговорочно вредным и, наконец, потребление никогда не бывает полезным для тех особей, которых поедают.

Глава 9

Поведение хищников

9.1. Введение

В этой главе мы обсудим поведение хищников и, в частности, следующие вопросы: где питается хищник, что он употребляет в пищу, каким образом на него влияют другие хищники и плотность популяции жертвы. Эти вопросы интересны сами по себе, но, кроме того, они актуальны с точки зрения исследований, широко ведущихся в двух направлениях. Во-первых, добывание пищи является как раз одним из тех видов поведения животных, которые привлекают все большее внимание биологов-эволюционистов, чьи интересы лежат в области, обычно называемой «экологией поведения». Основная цель, которую ставят перед собой исследователи, это попытаться понять, как естественный отбор благоприятствует определенным типам поведения в определенных условиях (каким образом у организмов возникают поведенческие адаптации к условиям обитания). В этой главе мы непосредственно коснемся этой проблемы в разделах, посвященных «оптимальному добыванию пищи» (9.3 и 9.11), но общий эволюционный подход будет лежать в основе большей части вопросов, рассмотренных здесь.

Во-вторых, различные стороны поведения хищника могут рассматриваться как компоненты, которые в совокупности влияют на динамику популяций и самого хищника, и его жертвы. Популяционную экологию хищничества мы рассмотрим гораздо подробнее в следующей главе. В настоящей же главе мы в общем виде укажем на отдельные аспекты индивидуального поведения, способные влиять на динамику популяций. Из гл. 6 нам известно, что хищничество, если оно влияет на популяции так, что в одной из них происходит зависимое от плотности увеличение смертности (или уменьшение рождаемости), будет действовать в направлении поддержания численности популяции в определенных пределах, т. е. будет способствовать стабилизации динамики численности популяции. Это в свою очередь будет повышать стабильность динамики популяций взаимодействующих видов в целом (популяции будут устойчивы и их численность будет изменяться сравнительно мало). В противном случае, если имеет место «обратная зависимость от плотности», когда наблюдается, что с увеличением плотности смертность снижается (или растет рождаемость), воздействие хищника будет вести к дестабилиза-

ции динамики взаимодействующих популяций. Поведение хищника, несомненно, может иметь значение, выходящее за рамки влияния на отдельных особей.

9.2. Ширина спектра питания и состав пищи

Среди консументов могут быть выделены монофаги (животные, питающиеся одним видом жертвы), олигофаги (питающиеся небольшим числом видов жертвы) и полифаги (питающиеся многими видами жертвы). Для удобства животных нередко подразделяют на специалистов (в широком смысле это — монофаги и олигофаги) и универсалов (полифаги). Примеры видов, являющихся монофагами, олигофагами и полифагами, можно найти среди растительноядных организмов, паразитоидов и истинных хищников. Но среди консументов разных типов распространение животных с различной шириной спектра питания различается. Конечно, и среди истинных хищников есть виды, которые специализируются на строго определенной пище, например коршун-слизнеед *(Rostrahamus sociabilis)* питается почти исключительно слизнями рода *Pomacea*. Но у большинства истинных хищников спектр питания относительно широк. Вместе с тем паразитоиды, как правило, специализированы и часто бывают монофагами, тогда как растительноядные организмы достаточно полно представлены во всех категориях. Однако если растительноядные организмы с пастбищным и «хищным» типами питания обычно имеют широкие пищевые спектры, то «паразитические» растительноядные организмы очень часто высокоспециализированы. Например, Джензен (Janzen, 1980) изучил в Коста-Рике 110 видов жуков, личинки которых питаются семенами двудольных растений, и обнаружил, что 83 из них поражают только один вид растений, 14 — только два, 9 — три, 2 — четыре и по одному виду нападают на шесть и восемь растений. И это - несмотря на то что в районе произрастало 975 видов растений.

9.2.1. Пищевое предпочтение

Предпочтение определяется путем сравнения съеденной пищи с доступной.

Не следует думать, что полифаги и олигофаги неразборчивы в выборе пищи из потенциально приемлемых кормовых объектов. Напротив, почти всегда в какой-то степени имеет место предпочтение того или иного объекта. Считают, что животное проявляет предпочтение к данному типу пищи, если доля этого типа пищи в рационе животного выше, чем в среде. Следовательно, чтобы измерить пищевое предпочтение в естественных условиях, необходимо не только изучить состав пищи животного

Таблица 9.1. Пищевое предпочтение: процент различных деревьев, объедаемых оленем. (Из Horton, 1964.)

	Веймутова сосна	Сосна смолистая	Сосна Джека	Ель канадская
Зима 1956—1957	31	19	84	0
Зима 1958—1959	9	1	48	0
Зима 1960—1961	17	0	70	0

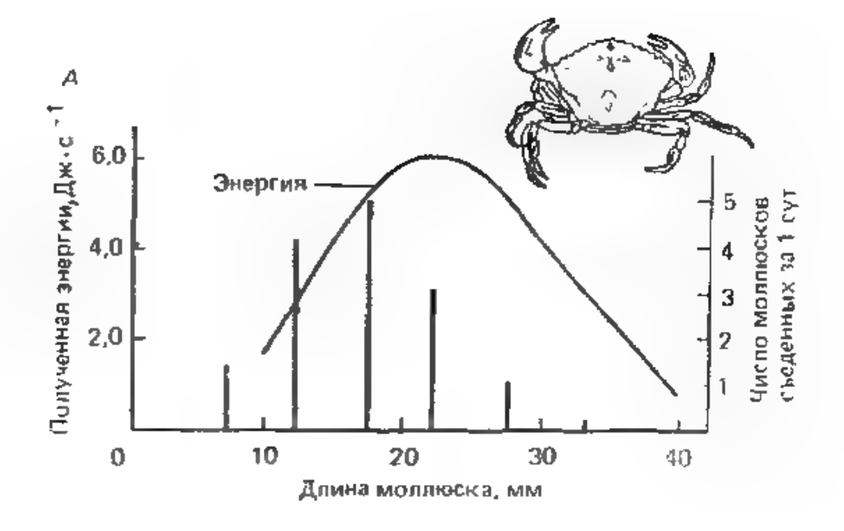
(обычно для этого исследуют содержимое желудка), но также оценить «доступность» разных типов пищи. В идеале эта оценка должна быть сделана не с точки зрения исследователя (т. е. не простым отбором проб в среде), а с точки зрения самого животного. Точная количественная оценка степени предпочтения сопряжена со многими трудностями — по крайней мере гораздо легче установить сам факт его существования. Хорошим примером могут служить результаты незапланированного эксперимента, когда олень вторгался в посадки деревьев и объедал побеги. На плантации произрастали четыре вида хвойных деревьев: веймутова и смолистая сосны, сосна Джека и канадская ель. Число деревьев каждого вида было одинаковым и размещались они случайным образом. Как видно из табл. 9.1, олень, имея свободный доступ ко всем четырем видам, безусловно и постоянно предпочитал сосну Джека. Веймутову сосну он выбирал в меньшем числе случаев, лишь слегка объедал сосну смолистую и совершенно игнорировал канадскую ель (Horton, 1964).

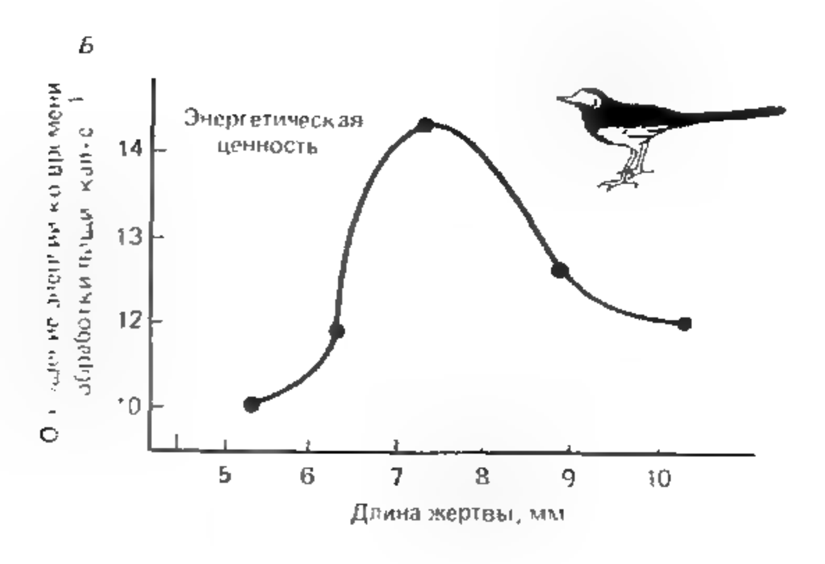
9.2.2. Ранжированное и сбалансированное предпочтение

Ранжированное предпочтение преобладает тогда, когда пищевые объекты можно классифицировать, основываясь на едином показателе. Однако для многих консументов характерно ранжированное и сбалансированное предпочтение. — Смешанная диета предпочтительнее по различным причинам.

Пищевое предпочтение можно рассматривать с двух точек зрения. Во-первых, с точки зрения предпочтения объектов, которые обладают *наибольшей пищевой ценностью* среди доступных, во-вторых, с точки зрения предпочтения объектов, составляющих *существенную часть* смешанной и сбалансированной диеты. В соответствии с этим различают ранжированную и сбалансированную диеты, а также ранжированное и сбалансированное предпочтение.

Ранжированное предпочтение обычно наиболее четко выражено у истинных хищников. На рис. 9.1, например, проиллюстри-





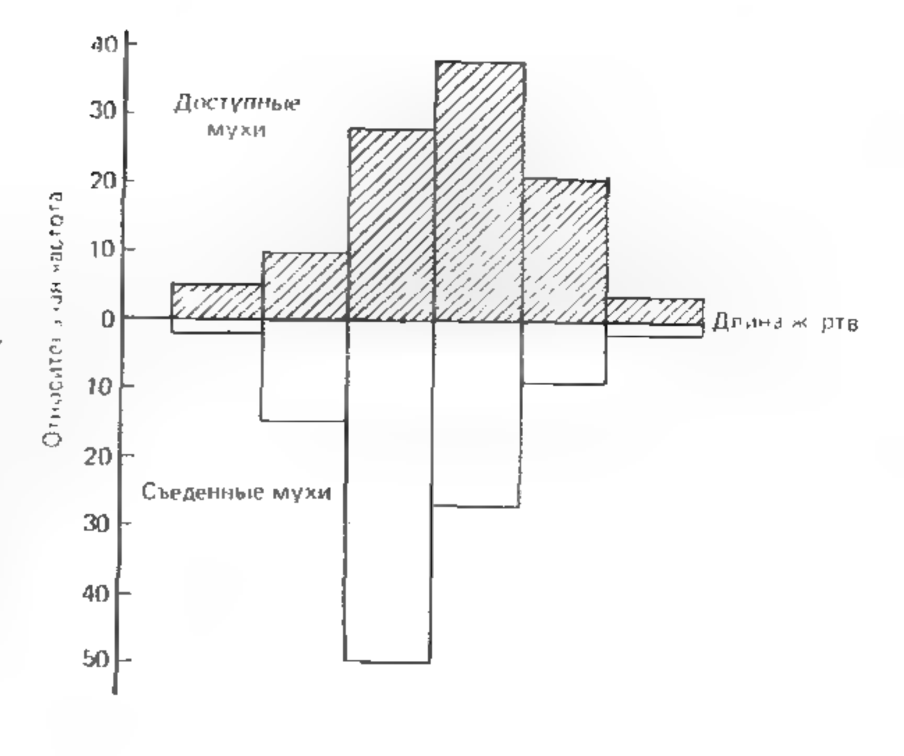


Рис. 9.1. Хищники, поедающие «выгодных» жертв, т. е. хищники, у которых в составе пищи преобладают кормовые объекты, дающие наибольшее количество энергии. *А*. Крабы, питающиеся моллюсками (Elner, Hughes, 1978). *Б*. Черная трясогузка, питающаяся мухами (Davies, 1977). (По Krebs, 1978.)

рованы два случая активного выбора хищниками жертв, поедание которых наиболее выгодно, если выражать получаемый выигрыш как поступление энергии за единицу времени, затраченного на обработку (схватывание и поедание). Такого рода данные свидетельствуют о том, что пища хищников часто мало изменяется по составу, но может меняться по размерам или доступности. Это дает возможность использовать для характеристики жертв единый показатель, такой, как «энергия, полученная за единицу времени обработки жертвы», и позволяет ранжировать пищевые объекты по их «выгодности». Другими словами, на рис. 9.1 показано активное предпочтение потребителем пищи, имеющей высокий ранг выгодности.

Для многих животных, в первую очередь растительноядных и всеядных, простое ранжирование не подходит, так как ни один из доступных пищевых объектов не соответствует в полной мере его пищевым потребностям. Эти потребности могут быть удовлетворены только в результате поедания большого количества пищи, для того чтобы получить большой запас питательных веществ, или в результате поедания разнообразной пищи в сочетании, соответствующем потребностям консумента. В действительности многие животные ведут себя и тем и другим образом. Они избирательно потребляют пищу обычно высокого качества, сводя к минимуму общее выедание, но также выбирают объекты для удовлетворения специфических потребностей. Например, овцы и крупный рогатый скот предпочитают высококачественную пищу. Они объедают листья, предпочитая их стеблям, а зеленые части растений предпочитают старым и высохшим. В той части корма, которую животное поедает по сравнению со всем доступным кормом, обычно выше содержание азота, фосфора, сахаров и энергии и ниже доля растительных волокон (Arnold, 1964). В самом деле, данные, опубликованные в различных обзорных работах, свидетельствуют о том, что все растительноядные животные, являющиеся универсалами, потребляют пригодные в пищу растения с разной скоростью, если им предоставлен свободный выбор в экспериментальных условиях (Crawley, 1983).

Вместе с тем сбалансированное предпочтение также встречается довольно часто. Так, например, брюхоногий моллюск блюдечко (*Actaea scutum*) выбирает в качестве объектов питания два вида обрастающих микроводорослей. Почти независимо от того, в какой пропорции эти объекты находятся в среде, пища моллюсков состоит на 60% из водорослей одного вида и на 40% другого (Kitting, 1980). У оленей карибу, питающихся зимой исключительно лишайниками, к весне развивается минеральная недостаточность, для компенсации которой они пьют морскую воду, поедают пропитанный мочой снег и обгладывают сброшенные рога (Staaland et al., 1980). Достаточно взглянуть на себя

и сразу можно понять, что «работоспособность» гораздо выше при питании разнообразной пищей, чем каким-либо одним ее видом, даже если это излюбленная пища.

Смешанная диета предпочтительнее еще и по двум другим важным причинам. Во-первых, хищник может потреблять пищевые объекты низкого качества просто потому, что поедая их по мере обнаружения, он получает больше энергии, чем если бы игнорировал их и продолжал поиск. Более подробно мы обсудим это в разд. 9.3. Во-вторых, пища каждого типа может содержать разные нежелательные ядовитые примеси и благодаря смешанному питанию консумент поддерживает концентрацию этих примесей в допустимых пределах. Несомненно, что ядовитые вещества могут играть важную роль в пищевом предпочтении. Например, в одной из работ изучали питание ряда арктических животных (трех видов куропаток, глухаря, двух разновидностей зайца и американского лося) в зимнее время (Bryant, Kuropat, 1980). В каждом случае вывод был одним и тем же: выбор пищи животными основывался не на ее энергетической ценности и не на содержании питательных веществ. Степень предпочтения определялась главным образом концентрацией определенных токсинов.

9.2.3. Переключение

Переключение подразумевает предпочтение пищи того типа, которая наиболее обильна. — Условия возникновения переключения. — Переключение и отдельные особи.

Предпочтение, проявляемое многими консументами, отличается постоянством, т. е. оно сохраняется независимо от относительной доступности альтернативных видов пищи. Но многие животные *переключают* предпочтение, так что пищевые объекты потребляются непропорционально часто, когда они многочисленны, и непропорционально избегаются, когда они редки. На рис. 9.2 сопоставлены два типа предпочтения. Рис. 9.2, *А* иллюстрирует постоянное предпочтение, которое проявляют хищные прибрежные моллюски в присутствии двух видов жертв (двустворчатые моллюски), представленных в разном соотношении (Murdoch, 1969). Прерывистая линия на рис. 9.2, *А* обозначает, что предпочтение, проявляемое хищником, постоянно при всех соотношениях обилия жертв. Это предположение находит простое объяснение: независимо от доступности жертв хищные моллюски всегда проявляют выраженное предпочтение к имеющим тонкие створки и слабо защищенным *Mytilus edulis*, которых они могут добывать более эффективно. Напротив, на рис. 9,2, *Б* показано, как ведет себя гуппи (вид рыб), которой в качестве корма предложены плодовые мухи и черви трубочники (Murdoch, Avery, Smith, в Murdoch, Oaten, 1975). Гуппи, несом-

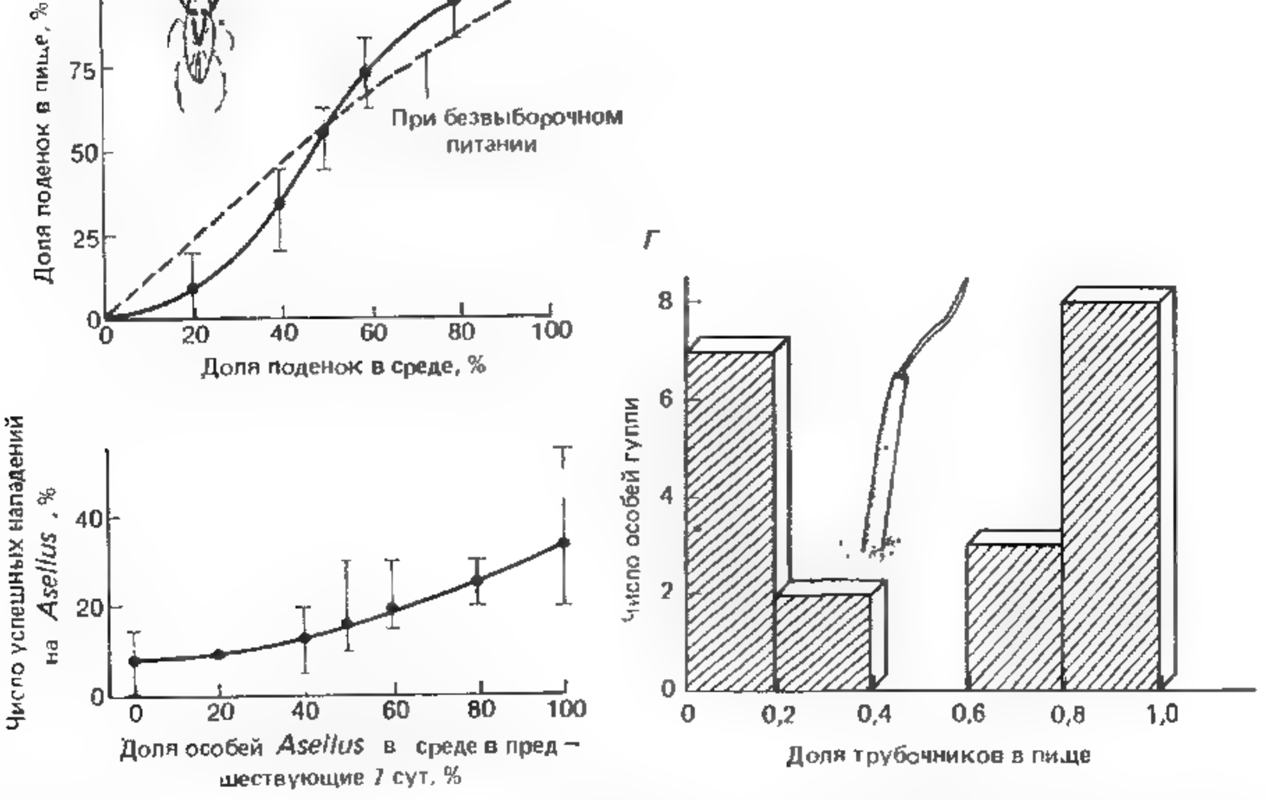


Рис. 9.2. Переключение. *А*. Отсутствие переключения: хищные моллюски, питаясь двустворчатыми моллюсками *Mytilus edulis* и *M. californianus*, проявляют постоянное предпочтение независимо от относительного обилия жертвы (среднее±стандартная ошибка). (По Murdoch, Oaten, 1975.) *Б*. Переключение у гуппи, питающихся червями-трубочниками и плодовыми мухами: рыбы поедают непропорционально большое количество той жертвы, которая более доступна (средние величины и крайние значения). (По Murdoch, Oaten, 1975.) *В*. Переключение у *Notonecta*, питающихся личинками поденок и раками *Asellus* (*верхний рисунок*). Причина переключения (*нижний рисунок*): *Notonecta* тем успешнее нападает на *Asellus*, чем больший опыт охоты на них она имеет (средние величины и крайние значения). (По Lawton et al., 1974.) *Г*. Предпочтение, проявляемое особями гуппи (на рис. *Б*), при равном количестве двух типов жертвы: отдельные рыбы в основном специализировались на одном из типов жертвы.

ненно, переключает свое предпочтение и потребляет непропорционально большое количество более многочисленной жертвы.

Существует ряд ситуаций, в которых может возникать переключение. По-видимому, чаще всего оно имеет место в том случае, когда разные типы жертв находятся в разных микроместообитаниях и консументы сосредоточивают свое внимание на более выгодном микроместообитании. Так было в случае с гуппи, показанном на рис. 9.2, *Б*: плодовые мухи плавали на поверхности воды, тогда как трубочники находились на дне.

Переключение может также происходить, когда у консумента появляется способность более эффективно потреблять более обильную пищу. Например, у обыкновенного гладыша (*Notonecta glauca*) (рис. 9.2, *В*) переключение происходит потому, что он приобретает опыт в нападении на пресноводных равноногих ракообразных, по мере того как они становятся многочисленнее по сравнению с альтернативной жертвой — поденками (Lawton et al., 1974). Сходным образом у крякв изменяется физиология пищеварения, так что эффективность использования растений тем выше, чем чаще они встречаются (Miller, 1975).

Переключение может происходить и в результате формирования у консумента «специфического образа искомого» для наиболее обильного вида корма (Tinbergen, 1960). Полагают, что такие образы искомого приводят к сосредоточению потребителей (обычно позвоночных) на «образе» их жертвы и соответственно к вытеснению жертвы, образ которой не сформировался; а так как эти образы искомого возникают на основе предшествующего опыта, более вероятно, что они возникнут для более распространенной пищи.

Интересно, что переключение в популяции часто происходит не вследствие постепенного изменения предпочтения у отдельных особей консумента, а благодаря изменению доли специалистов. Это иллюстрируют результаты изучения переключения у вяхирей (*Columba palumbus*), которые питаются семенами клена и мелкосеменными бобами (Murton, 1971). При одинаковом обилии того и другого корма голуби оказывали незначительное предпочтение семенам клена; но когда доступный корм на 82% состоял из мелкосеменных бобов, птицы включали в свой рацион в среднем 91% этих семян. Однако при расчете указанной средней величины были учтены две особи, которые специализировались на менее обильных семенах клена, потребляя лишь 5% и 0% мелкосеменных бобов. На рис. 9.2, *Г* приведен сходный пример, правда, объектом исследования здесь служили гуппи, которым предлагали плодовых мух и трубочника. Когда оба типа корма содержались в равном количестве, отдельные рыбы не были универсалами. Скорее можно было наблюдать примерно равное число особей, специализирующихся на плодовых мухах и червях.



Фото 9. Бабочка *Phlogophora meticulosa* маскируется на фоне мертвых дубовых листьев. (Фотография Heather Angel)

9.2.4. Ширина спектра питания и эволюция

Преимущества монофагии. — Преимущества полифагии. — Коэволюция: сосуществование хищника и жертвы - постоянная «гонка вооружения».

Первый шаг к пониманию закономерностей изменчивости в ширине спектра питания может быть сделан при рассмотрении эволюции хищников и их жертв. Влияние хищника на эволюцию жертвы можно усмотреть в таких свойствах жертвы, как неприятные на вкус или ядовитые листья многих растений, колючки ежей или покровительственная окраска многих насекомых (фото 9); влияние же жертвы на хищника нашло отражение в таких свойствах хищников, как крепкий яйцеклад у рогохвостов, многокамерный желудок крупного рогатого скота, бесшумный полет и превосходные сенсорные возможности сов. Эти примеры специализации ясно показывают, что нет хищников, которые способны потреблять все типы жертв. Вполне понятные ограничения не позволяют землеройкам охотиться на сов (хотя землеройки являются плотоядными хищниками), а колибри питаться семенами. Следовательно, эволюция часто ведет к ограничению диеты.

Наиболее ограниченной диета, как правило, бывает в тех случаях, когда жизнедеятельность хищника тесно связана с

жизнедеятельностью его жертвы или хозяина и когда отдельная особь хищника имеет дело с одной жертвой. Паразитоиды и паразитические фитофаги часто специализируются на одном или очень немногих видах хозяев, потому что их существование очень сильно зависит от организма хозяина (это особенно справедливо для паразитов, см. гл. 12). Образ жизни и жизненный цикл паразитов хорошо приспособлены к жизни хозяев, что не позволяет им столь же хорошо приспособиться к другим видам хозяев. Действительно, пока какой-либо вид жертвы остается многочисленным, доступным и предсказуемым, отбор будет благоприятствовать все большей специализации, ведущей к монофагии. Такая специализация повышает эффективность питания видов-специалистов и по крайней мере частично позволяет им уйти от межвидовой конкуренции.

Вместе с тем полифагия также дает определенные преимущества. Консумент может составить себе сбалансированную диету, подбирая ее из ряда различных кормовых объектов, и может поддерживать этот баланс, меняя предпочтение в зависимости от изменяющихся условий. Такая диета позволяет также избегать потребления большого количества токсинов, которые могут вырабатываться одним из видов жертв. Кроме того, полифаг легко находит корм, затраты на поиск обычно невелики, и отдельные особи редко голодают из-за того, что обилие одного из видов пищи колеблется.

Вообще говоря, эволюция может приводить к расширению или сужению диеты. Там, где жертва оказывает эволюционное давление, которое требует от хищника специализированного морфологического или физиологического ответа, состав пищи оказывается крайне ограниченным. Но там, где консументы питаются такими видами пищи, которые по отдельности оказываются недоступными или их обилие непредсказуемо, или в них недостает каких-либо питательных веществ, спектр питания часто остается широким.

Весьма привлекательна широко обсуждавшаяся идея о том, что определенные пары видов хищник—жертва не только эволюционируют, но и *коэволюционируют*. Другими словами, происходит некая эволюционная «гонка вооружения», в результате которой за каждым усовершенствованием охотничьих способностей хищника следует усовершенствование способностей жертвы избегать хищника или быть устойчивой к его воздействию; это в свою очередь вызывает дальнейшее усовершенствование способностей хищника и т. д. Если такая коэволюция имеет место, то она должна служить дополнительным фактором, способствующим ограничению состава диеты. Однако в настоящее время строгих доказательств коэволюции пары хищник—жертва или растение—растительноядный организм практически не существует (Futuyma, Slatkin, 1983).

9.3. Ширина спектра питания с точки зрения оптимального добывания пищи

Некоторые допущения, лежащие в основе теории оптимального добывания пищи.— Теоретики всеведущи и математически подготовлены, но необходимо ли добывающему пищу животному быть таким? Механистические модели дополняют теорию оптимального добывания пищи.

Несмотря на «конструктивные» ограничения, большинство животных имеют возможность потреблять более широкий набор кормовых объектов, чем они потребляют на самом деле. Другими словами, эволюция приводит к таким стратегиям добывания пищи, в соответствии с которыми животные потребляют более узкий набор кормовых объектов, чем тот, который они способны потреблять с учетом морфологических ограничений. Пытаясь понять причины, определяющие фактический состав диеты консумента в пределах широкого потенциального диапазона, экологи все больше обращаются к теории оптимального добывания пищи.

Цель теории оптимального добывания пищи состоит в том, чтобы предсказать пищедобывательную стратегию, которую можно ожидать в определенных условиях; в общем эта теория дает такие прогнозы на основе ряда следующих допущений.

1) Характер пищедобывательного поведения, которое в настоящий момент проявляют животные, будет таким, которому благоприятствовал естественный отбор, и это будет такое поведение, которое в наибольшей степени повышает приспособленность животного.

2) Высокая степень приспособленности достигается благодаря высокой чистой скорости получения энергии (т. е. валовое получение энергии минус энергетические затраты на ее добывание).

3) Интересующее нас животное должно находиться в среде, соответствующей его пищедобывательному поведению; это — или природные условия, очень близкие к тем, в которых животные эволюционировали, или экспериментальная обстановка, сходная по важным характеристикам с природными условиями.

Эти допущения не всегда можно принять. Во-первых, в большей степени, чем оптимальное добывание пищи, на приспособленность могут влиять другие стороны поведения организма. Например, для животных может быть настолько важно избежать встречи с хищниками, что они питаются в том месте и в то время, где вероятность нападения хищника ниже; вследствие этого они добывают пищу менее эффективно, чем могли бы. Во-вторых, и это особенно важно, для многих консументов (особенно растительноядных и всеядных) эффективное получение

энергии может быть не столь существенно, как получение некоторых других компонентов пищи (например, азота); может быть и так, что для животного важнее всего получать смешанную и сбалансированную пищу. В таких случаях значение теории оптимального добывания пищи ограниченно. Однако в ситуациях, где допущение о максимизации получаемой энергии применить можно, теория оптимального добывания пищи позволяет лучше понять значение тех «решений», которые принимает добывающий пищу хищник (см. обзоры: Krebs, 1978; Townsend, Hughes, 1981; Krebs et al., 1983).

Обычно прогнозы пищедобывательного поведения, сделанные в соответствии с теорией оптимального добывания пищи, основаны на математических моделях, разработанных экологами-теоретиками, которые всеведущи («всё знающие») в том, что касается их модели экосистемы. Отсюда возникает вопрос — необходимо ли реальному добывающему себе пищу животному быть таким же всеведущим и математически подготовленным для того, чтобы выбрать соответствующую оптимальную стратегию? Конечно же, нет. В теории просто говорится о том, что если существует такой хищник, который каким-то образом (*любым* образом) совершает правильные действия при соответствующих обстоятельствах, то этому хищнику будет благоприятствовать естественный отбор. Он будет экономно использовать пищу и получать энергию и благодаря этому будет иметь достаточно времени и энергии для успешного размножения. В конечном счете он оставит более многочисленное потомство, чем другие хищники; и если его способности наследуются, то в ходе эволюции они должны распространиться во всей популяции.

Теория оптимального добывания пищи не указывает нам точно, как добывающий пищу хищник должен принимать правильные решения, и от него не требуется выполнения расчетов, подобных тем, которые делает исследователь с помощью модели. Наряду с оптимизационными существует группа «механистических» моделей, предназначенных для объяснения поведения консумента как комплекса фиксированных действий и врожденных реакций на ключевые стимулы из окружающей среды. Таким образом, с помощью механистических моделей делается попытка показать, как хищник, не будучи всеведущим, может тем не менее управлять своими ответами на ограниченную информацию об окружающей среде, пользуясь «приблизительными правилами поведения», и благодаря этому пользоваться стратегией, которой благоприятствует естественный отбор. Но именно теория оптимального добывания пищи предсказывает природу такой стратегии.

9.3.1. Модель широты спектра питания — «поиск и обработка»

Преследовать или не преследовать? — Универсалы и специалисты. — Специализация должна быть сильнее выражена в более продуктивной среде. — Обилие невыгодной жертвы не имеет значения.

Мак-Артур и Пианка (MacArthur, Pianka, 1966) в первой статье по теории оптимального добывания пищи попытались понять, что определяет ширину спектра питания в конкретных условиях. Впоследствии их модель была преобразована и приобрела более строгую алгебраическую форму, в особенности благодаря работам Чарнова (Charnov, 1976a). Мак-Артур и Пианка считали, что для получения пищи любой хищник должен расходовать время и энергию сначала на *поиск* своей жертвы, а затем на ее *обработку* (т. е. преследование, поимку и поедание). Поиск ограничен и до некоторой степени направлен на определенные типы жертв, но тем не менее во время поиска хищник может встретиться с самыми разнообразными пищевыми объектами. Поэтому Мак-Артур и Пианка предположили, что ширина спектра питания зависит от реакций хищников только при встрече с жертвой. Универсалы преследуют (и затем могут поймать и съесть) значительное число встреченных жертв; специалисты продолжают поиск, пока не встретят жертву определенного, предпочитаемого ими типа.

Для любого консумента «проблема» заключается в следующем: если он специалист, то он будет преследовать только выгодных жертв, но при этом, разыскивая их, он может потратить много времени и энергии; если же хищник универсал, то он будет проводить в поиске сравнительно немного времени, но будет преследовать как выгодных, так и невыгодных жертв. Оптимально питающийся хищник должен, таким образом, уравновешивать все за и против, чтобы максимизировать общую скорость получения энергии. Мак-Артур и Пианка так сформулировали эту проблему. Если хищник уже включил в состав своей пищи определенное число выгодных пищевых объектов, то должен ли он расширять свою диету (и тем самым уменьшать время поиска), включая в пищу следующий по степени выгодности объект?

Мы можем обозначить этот «следующий по степени выгодности» объект как i-й. Тогда его выгодность будет равняться E_i/h_i, где E_i — содержание в нем энергии, а h_i — время его обработки. Кроме того, имеются еще величины $\bar{E}/\bar{h}$ — средняя выгодность диеты «данного» состава (т. е. диеты, которая включает все типы жертв более выгодные, чем i-й, но не включает сам i-й тип) и $\bar{s}$ — среднее время поиска для данной диеты. Если хищник преследует жертву i-го типа, то ожидаемая скорость получения энергии равняется E_i/h_i. Но если он игнорирует этот тип жертвы, преследуя при этом все объекты, которые более

выгодны, то можно ожидать, что время поиска возрастет на величину $\bar{s}$, после чего ожидаемая скорость получения энергии будет равна $\bar{E}/\bar{h}$. Общее время, затраченное в последнем случае, равно $s+\bar{h}$, и, таким образом, ожидаемая общая скорость получения энергии будет равняться $\bar{E}/(s+\bar{h})$. Наиболее выгодной, т. е. оптимальной для хищника, будет такая стратегия, при которой он будет преследовать i-ю жертву только в том случае, если

$$E_i/h_i \geqslant \bar{E}/(\bar{s}+\bar{h}). \qquad (9.1)$$

Другими словами, хищник должен продолжать расширять свою диету за счет менее выгодных жертв до тех пор, пока соблюдается условие, заданное уравнением 9.1 (т. е. до тех пор, пока увеличивается общая скорость получения энергии). Это поведение будет вести к максимизации скорости получения им энергии, $\bar{E}/(\bar{s}+\bar{h})$.

Из такой модели оптимальной диеты вытекают несколько следствий.

1) Хищники, у которых время обработки обычно короче, чем время поиска, должны быть универсалами, потому что они могут за короткое время съесть уже найденную жертву и сразу начать искать другую. (Другими словами, h_i мало и, следовательно, E_i/h_i велико для широкого набора типов жертв, тогда как $\bar{s}$ велико и, следовательно, $\bar{E}/(\bar{s}+\bar{h})$ мало даже при широком спектре питания.) Подтверждением этого предположения может служить широкий спектр питания насекомоядных птиц, которые собирают свой корм среди листвы. Поиск при этом всегда отнимает какое-то время, но обработка мелких, неподвижных насекомых происходит очень быстро и почти всегда успешно. Таким образом, эти птицы всегда что-нибудь получают, но по существу ничего не тратят, поедая уже обнаруженную жертву, а общая выгодность благодаря широкой диете максимизируется.

2) В противоположность этому хищники, у которых время обработки относительно велико по сравнению со временем поиска, должны быть специалистами. Это можно понять из следующего замечания: если $\bar{s}$ всегда мало, то $\bar{E}/(\bar{s}+\bar{h})$ не намного меньше, чем $\bar{E}/\bar{h}$. Таким образом, максимизация $\bar{E}/(\bar{s}+\bar{h})$ — это почти то же самое, что и максимизация $\bar{E}/\bar{h}$, достигаемая включением в диету только самых выгодных объектов питания. Львы, например, более или менее постоянно держатся неподалеку от своих жертв, так что время поиска в этом случае незначительно; однако время обработки и особенно время преследования могут быть велики (и требуют значительного расхода энергии). Поэтому львы специализируются на тех жертвах, которых легче всего преследовать: молодняк, покалеченные или старые особи.

3) При прочих равных условиях состав диеты хищника должен быть более широким в непродуктивной (где объекты пита-

ния относительно редки и $\bar{s}$ относительно велико), чем в продуктивной среде ($\bar{s}$ мало). Это положение хорошо подкрепляется двумя примерами, которые приведены на рис. 9.3: в экспериментальных условиях как у ушастого окуня (*Lepomis macrochirus*), так и у большой синицы (*Parus major*) при более высокой плотности корма спектр питания был у́же.

4) Возможно, что наиболее интересное следствие из модели может быть получено при анализе условия (9.1) для включения i-й жертвы в состав диеты. Включение зависит от ее выгодности (E_i/h_i) и, кроме того, от выгодности уже вошедших в состав диеты жертв ($\bar{E}/\bar{h}$). Оно зависит также от времени поиска включенных в пищу объектов ($\bar{s}$) и, таким образом, от их обилия. Но решение хищника не зависит ни от времени поиска i-й жертвы, s_i, ни, следовательно, от ее обилия или частоты, с которой хищник с ней встречается. Другими словами, хищники должны специализироваться тогда, когда выгодные типы пищи многочисленны и(или) велики различия в выгодности, и жертвы должны поедаться безвыборочно тогда, когда выгодные категории редки и(или) различия в выгодности незначительны. Но хищники должны игнорировать недостаточно выгодные виды пищи *независимо* от их обилия.

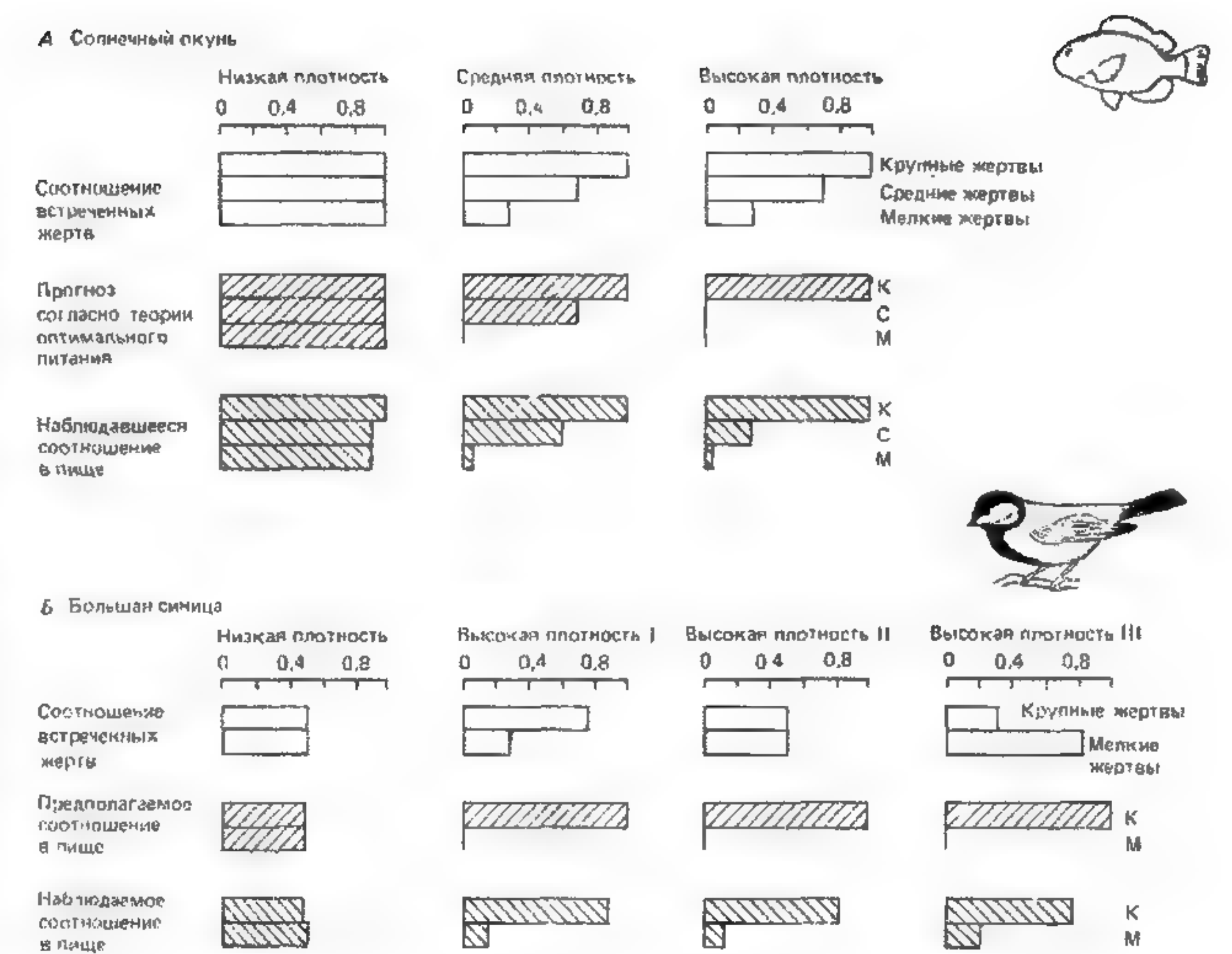
Вернувшись к примерам на рис. 9.3, мы можем видеть, что оба они относятся к ситуациям, когда, согласно модели оптимального питания, наименее выгодные жертвы должны действительно полностью исключаться из состава диеты. Пищевое поведение представленных на рис. 9.3 животных было очень близким к этому прогнозу, но в обоих случаях животные постоянно потребляли менее выгодные виды пищи чаще, чем ожидалось. Такое несоответствие в реальной жизни обнаруживается довольно часто, и причин тому достаточно (Krebs, McCleery, 1984). Обобщая эти причины, отметим, что животные не всеведущи. Важно, однако, понимать, что модель оптимального состава диеты не обязательно предсказывает полное соответствие между наблюдением и прогнозом. Она лишь помогает предсказать ту стратегию, которой будет благоприятствовать естественный отбор, и показывает, что животные, которые ближе всего следуют этой стратегии, будут иметь наибольшее преимущество. С этой более реалистичной точки зрения соответствие между экспериментальными данными и теорией на рис. 9.3 представляется более чем удовлетворительным.

9.3.2. Переключение и оптимальная диета

Переключение дополняет модель оптимальной диеты.

На первый взгляд может показаться, что между прогнозами модели оптимальной диеты и эффектом переключения существует противоречие. При переключении консумент переходит от

Рис. 9.3. В двух работах по изучению оптимального выбора пищи обнаружено отчетливое, но не совсем полное соответствие прогнозам модели оптимального питания (Charnov, 1976a). При высокой плотности жертв питание более специализировано, но в отличие от прогноза в состав пищи включаются объекты, обладающие более низкой энергетической ценностью. *А*. Солнечный окунь (Werner, Hall, 1974), питающийся *Daphnia* разных размеров: гистограммы показывают соотношение частоты встреч с жертвами каждого размерного класса при трех значениях плотности, а также предсказанные и наблюдавшиеся соотношения различных категорий жертвы в составе пищи. *Б*. Большие синицы, питающиеся крупными и мелкими кусочками мучных червей (Krebs et al., 1977). Гистограммы показывают соотношение двух типов пищевых объектов. (По Krebs, 1978.)



одного типа жертвы к другому, по мере того как изменяется относительная плотность жертвы. Но, согласно модели оптимального питания, более выгодный тип жертвы должен потребляться всегда независимо от его плотности или плотности любой альтернативной жертвы. Это противоречие, однако, можно устранить, если вспомнить, что переключение, как полагают, имеет место в таких ситуациях, где модель оптимальной диеты неприменима. Конкретно, переключение часто наблюдается в тех случаях, когда разные типы жертв занимают различные микроместообитания, тогда как модель оптимальной диеты предсказывает поведение хищника в пределах микроместообитания. Кроме того, в большинстве других случаев переключение включает изменение выгодности жертв по мере изменения их плотности, тогда как в модели оптимальной диеты выгодность каждой жертвы считается постоянной. Конечно, изменения, связанные с переключением, обычно означают, что более многочисленная жертва оказывается более выгодной и в таком случае, согласно модели оптимальной диеты, должна происходить специализация на этом типе жертвы (т. е. переключение). Несомненно, что эти аргументы подкрепляют правдоподобное примирение гипотез, хотя мы не располагаем примерами экспериментальной проверки наших предположений. Такие эксперименты могли бы помочь разобраться в проблеме переключения и в моделях оптимального добывания пищи и могли бы стать важной основой для понимания изменений в ширине спектра питания и поведения хищника в целом.

9.4. Пищедобывательное поведение в более широком смысле

Хищные клопы-гладыши, добывая пищу, ведут себя «субоптимально», избегая стать жертвой, как это делают некоторые рыбы, тогда как ржанки избегают быть обкраденными.

Следует подчеркнуть, что стратегии добывания пищи не всегда являются стратегиями, которые просто максимизируют эффективность питания. Напротив, естественный отбор будет благоприятствовать тем консументам, которые максимизируют свою *чистую* прибыль, и, следовательно, стратегия будет часто видоизменяться под влиянием других, противоречивых потребностей рассматриваемых особей. В частности, на пищедобывательное поведение животного нередко влияет необходимость избегать хищников.

Одним из примеров, в котором это было показано, может служить работа Си (Sih, 1982) по изучению питания нимф хищного водного клопа-гладыша, *Notonecta hoffmani*. Эти животные в своем развитии проходят пять нимфальных возрастов

(возраст I — самый молодой и мелкий, V — самый старший). Си в лабораторных условиях обнаружил, что особи первых трех возрастов могут быть съедены взрослыми клопами того же вида. Нимфы разных возрастов по степени риска быть съеденными располагаются следующим образом:

$$I > II > III > IV = V \simeq \text{Нет риска.}$$

По-видимому, этот риск видоизменяет поведение нимф так, что они стремятся (как в лаборатории, так и в природных условиях) избегать центральных участков водных масс, где наблюдается самая большая концентрация взрослых особей. И действительно, Си обнаружил, что по относительной степени избегания стадии располагались так:

$$I > II > III > IV = V \simeq \text{Нет избегания.}$$

Однако в этих центральных участках наблюдается самая высокая концентрация пищевых объектов для нимф. Поэтому у нимф I и II возрастов скорость потребления пищи в присутствии взрослых особей понижена, что объясняется их поведением, связанным с избеганием хищника. Исключение составляют нимфы V возраста. Другими словами, у младших нимф наблюдается более низкая по сравнению с максимальной скорость потребления пищи, но повышенная выживаемость, связанная с избеганием выедания.

Влияние хищников, видоизменяющих пищедобывательное поведение солнечных окуней, исследовали также Вернер с коллегами (Werner et al., 1983a). Они оценивали чистое потребление энергии при питании в трех различных лабораторных местообитаниях — в открытой воде, среди водных растений и на ровном дне — и, кроме того, исследовали, как изменяется плотность жертв в сходных естественных местообитаниях в озере в зависимости от сезона (Werner et al., 1983a). После этого авторы могли предсказать время, которое потребуется рыбам для того, чтобы переключиться с одного местообитания на другое при условии, что общая чистая прибыль энергии максимизируется. В отсутствие хищников солнечные окуни всех трех размерных групп вели себя в соответствии с прогнозом (рис. 9.4). Но в следующих полевых экспериментах, на этот раз в присутствии хищного большеротого черного окуня, мелкие солнечные окуни питались только в зарослях водной растительности (рис. 9.5; Werner et al., 1983b). Там они были в относительной безопасности, но скорость получения энергии при этом была значительно ниже максимальной. В отличие от них более крупные особи солнечного окуня почти не подвергались нападению большеротых окуней и продолжали питаться в соответствии с прогнозами теории оптимального добывания пищи. Сходным образом, у некоторых видов рыб, питающихся зоопланктоном, время

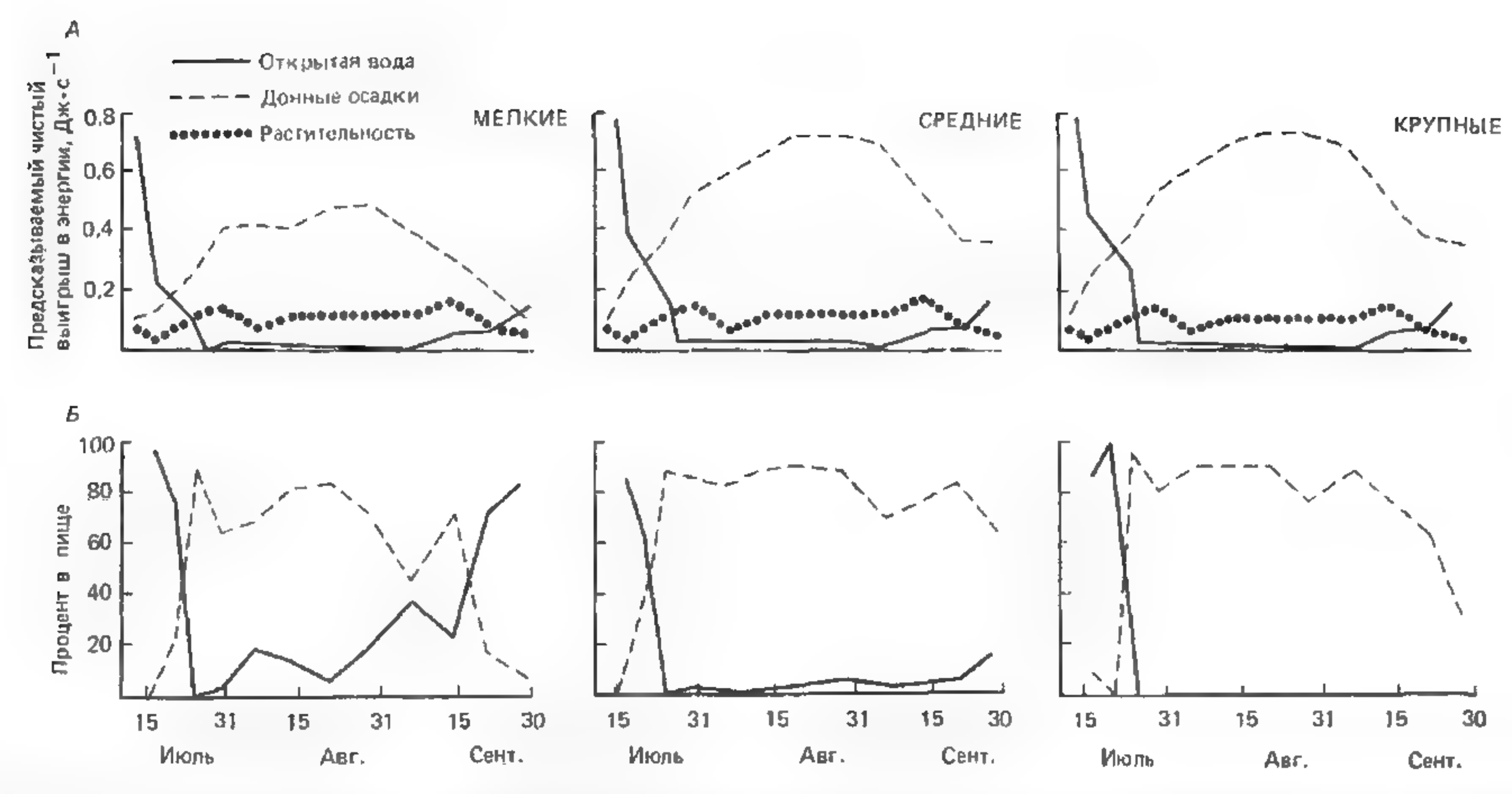
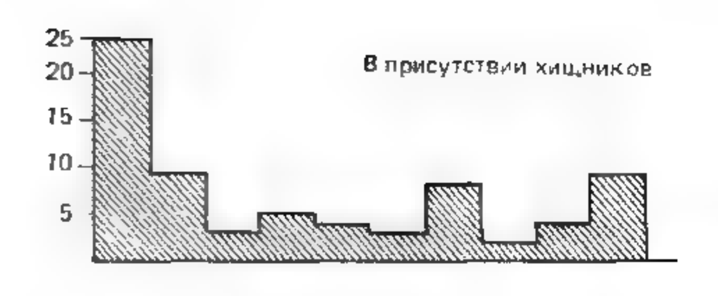


Рис. 9.4. Сезонные изменения: *А* — предсказанных значений рентабельности среды (чистая скорость получения энергии) и *Б* — фактическое соотношение категорий пищи, полученной в каждом местообитании солнечными окунями (*Lepomis macrochirus*) трех размерных классов. Рыбоядные хищники отсутствуют. (На рис. *Б* данные по «растительности» не приведены, поскольку рыбы всех размерных классов получают из этого местообитания только 8—13% пищи.) Между кривыми на рис. *А* и *Б* наблюдается хорошее соответствие. (По Werner et al, 1983a)

питания ограничено в основном сумеречными периодами, т. е. тем временем, когда скорость потребления пищи должна быть, вероятно, относительно низкой, но когда риск быть съеденными рыбами и птицами сильно понижен (Townsend, Winfield, 1985). У ржанок, за которыми наблюдали на пастбищах, эффективность добывания пищи снижалась, после того как к их стаям присоединялись **клептопаразитические** чайки (т. е. чайки, которые воровали у ржанок корм). По-видимому, клептопаразитизм ограничивает время, которое ржанки могут уделить поиску и обработке выгодных жертв (Thompson, 1983; Thompson, Barnard, 1984).



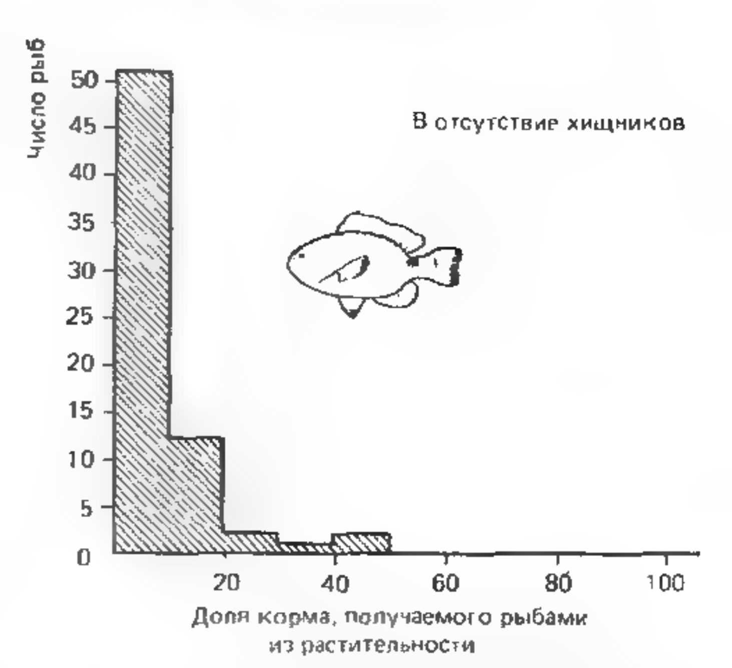


Рис. 9.5. В отличие от рис. 9.4 на этом рисунке показана ситуация, когда присутствовали большеротые черные окуни, поедающие мелких солнечных окуней; в таком случае многие солнечные окуни добывали пищу в зарослях водных растений, где они находили защиту от хищников. (По Werner et al., 1983b.)

В совокупности работы, выполненные на клопах-гладышах, рыбах и птицах, иллюстрируют некоторые очень важные общие моменты. Стратегия добывания пищи является неотъемлемой частью поведения животного. Эта стратегия в значительной степени зависит от давления отбора, ведущего к максимизации эффективности питания, но на нее также могут влиять другие, возможно противоречивые, потребности.

И наконец, стоит упомянуть еще об одном обстоятельстве. Те места, которые животные населяют, в которых они наиболее многочисленны и которые они выбирают для добывания пищи, являются основными компонентами их «реализованной ниши». В гл. 7 мы видели, сколь существенно реализованная ниша может быть ограничена конкурентами. В данном разделе мы видим, что она может быть также сильно ограничена хищниками.

9.5. Функциональные ответы: скорость потребления и плотность пищи

Функциональный ответ — это зависимость скорости потребления пищи и от ее плотности.

Одним из наиболее существенных обстоятельств, которое, безусловно, имеет важное значение для потребителя, является плотность пищи, поскольку, как правило, чем выше плотность пищи, тем больше животное ее съедает. Связь между скоростью потребления пищи отдельным консументом и ее плотностью известна под названием *функциональный ответ* (Solomon, 1949). Не удивительно, что в деталях характеристики этого ответа варьируют. Холлингом (Holling, 1959) были выделены три «типа» функционального ответа.

9.5.1. Функциональный ответ типа 2

Ответ типа 2 и время обработки. — Значение времени обработки. — Ответ типа 2 может определяться временем обработки и эффективностью поиска. — Дисковое уравнение Холлинга. — Существуют ответы, альтернативные ответу типа 2.

Чаще всего наблюдается функциональный ответ типа 2, когда с увеличением плотности жертвы скорость потребления пищи возрастает; но постепенно этот рост замедляется, до тех пор пока кривая не достигнет постоянного уровня, на котором скорость потребления поддерживается независимо от плотности жертвы. Эта зависимость показана на рис. 9.6 для плотоядных и растительноядных животных. Холлинг (Holling, 1959) для функционального ответа типа 2 предложил следующее объяснение. На обработку каждой жертвы консумент должен затратить определенное время (т. е. преследовать, поймать и съесть ее, а после этого подготовиться к дальнейшему поиску). По мере возрастания плотности жертвы находить их становится все легче. Однако обработка каждой жертвы отнимает все то же время, и общее время, затраченное на обработку, составляет, таким образом, все большую часть времени консумента. Это продолжается до тех пор, пока при высокой плотности жертвы консумент не будет тратить все свое время на их поедание. Следовательно, скорость питания постепенно достигает максимума (выходит на плато), определяемого максимальным числом периодов обработки жертв, которое может войти в общее время питания.

Этот анализ функционального ответа типа 2 может быть продолжен на примере изучения паразитоидов из наездников *Pleolophus basizonus*, нападающих на коконы европейского сос-

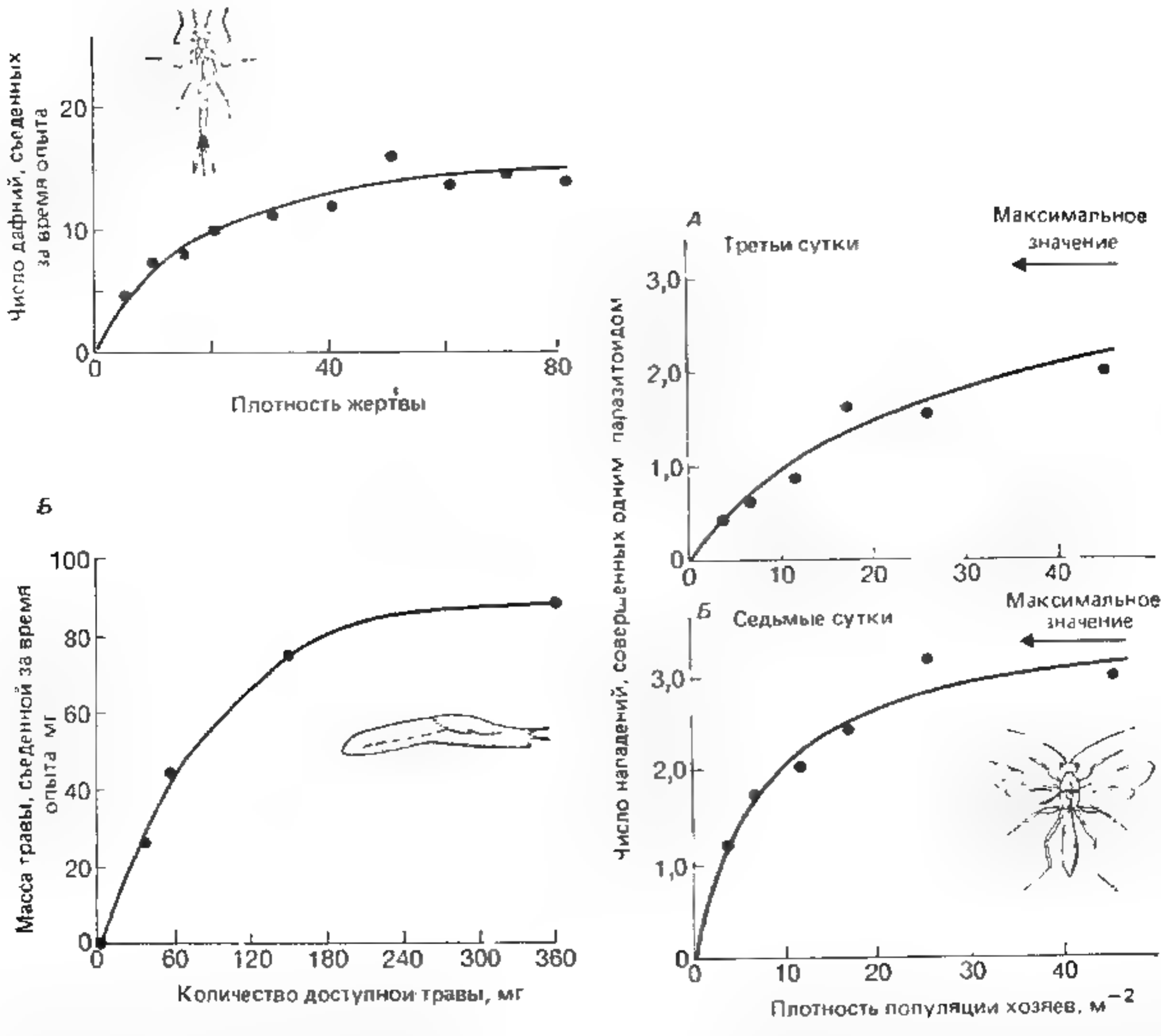


Рис. 9.6. Функциональный ответ типа 2. *А*. Нимфа поденки десятого возраста, питающаяся дафниями приблизительно одинаковых размеров (по Thompson, 1975). *Б*. Слизни, объедающие траву *Lolium perenne*. (По Hatto, Harper, 1969.)

Рис. 9.7. Функциональный ответ типа 2 у паразитоида *Pleolophus basizonus* (Ichneumonidae) на изменение популяции его хозяина *Neodiprion sertifer*. Стрелками показаны максимальные значения, наблюдавшиеся при избыточной плотности хозяев. *А*. Паразитоиды на третьи сутки взрослой жизни. *Б*. Паразитоиды на седьмые сутки взрослой жизни. (По Griffiths, 1969.)

нового пилильщика, *Neodiprion sertifer* (Griffiths, 1969). Гриффитс нанес на график число кладок, приходящихся на одного наездника, в зависимости от плотности популяции хозяина, разделив при этом паразитоидов по возрасту. Он также подсчитал максимальную скорость откладки яиц в условиях, когда другим особям того же возраста было предоставлено избыточное количество коконов хозяина. На рис. 9.7 видно, что кривые типа 2 действительно достигают соответствующего максимума. Однако если в соответствии с этим максимальным значением (около

3,5 кладки в день) время обработки занимает около 7 ч, то в дальнейшем прямые наблюдения показали, что откладка яиц занимает в среднем только 0,36 ч. На самом деле такое расхождение довольно обычно. Например, изучая питание кулика-сороки (*Haematopus ostralegus*) на побережье Северного Уэльса, Сазерленд (Sutherland, 1982) показал, что время обработки по результатам наблюдений изменялось от 19 до 29 с, хотя его значение, рассчитанное по кривой, составляло 75 с.

В случае, рассмотренном в работе Гриффитса, расхождение величин связано с существованием «рефрактерного периода», который следует за откладкой яиц и в течение которого наездник еще не готов к следующей откладке. Таким образом, «время обработки» включает в себя не только время, которое действительно затрачено на откладывание яиц, но и время, которое пошло на подготовку к следующей кладке. И в случае с куликом-сорокой из работы Сазерленда и в случаях, приведенных на рис. 9.6, действительное время обработки включает также время, которое затрачено на активность, связанную с питанием, но не на непосредственные манипуляции с пищевыми объектами. Например, на личинок стрекозы (рис. 9.6, *А*) влияет фактор, известный как «ограничение объемом желудка»; вследствие этого максимальная скорость потребления определяется вместимостью желудка хищника и скоростью, с которой в нем освобождается место для следующих порций пищи. Это, однако, можно расценивать как скорость, с которой желудок «обрабатывает» пищу, и время обработки, таким образом, определяется работой желудка. «Время обработки» включает в себя все явления подобного рода.

Следующий момент, который необходимо отметить и который проиллюстрирован на рис. 9.7, связан с тем, что уровень выхода кривой на плато (и соответственно время обработки) был примерно одинаковым для паразитоидов разного возраста; но скорость, с которой этот уровень достигается, у молодых наездников был гораздо ниже. Это свидетельствует о более низкой «эффективности поиска» у более молодых паразитоидов, или, что то же самое, более низкой «частоте нападения». При низкой плотности популяции хозяев они откладывают яйца реже, чем более взрослые паразитоиды; но при высокой плотности хозяева настолько доступны, что даже более молодые наездники ограничены лишь временем обработки. Следовательно, форму кривой функционального ответа типа 2 можно описать только с помощью величин времени обработки (определяющего уровень, к которому приближается кривая) и частоты нападений (определяющей скорость приближения кривой к максимальному уровню).

Мы можем более точно вывести зависимость P_e (число жертв, съеденных хищником за время поиска, T_s) от N, плотно-

сти популяции жертв (Holling, 1959). И действительно, P_e растет с увеличением времени, которое можно затратить на поиск, P_e растет также с увеличением плотности популяции жертвы и эффективности поиска или частоты нападений хищника a'. Таким образом,

$$P_e = a' \cdot T_s \cdot N. \tag{9.2}$$

Однако время поиска будет меньше, чем общее время T, потому что часть его тратится на обработку жертв. Поэтому если T_h — это время обработки каждой жертвы, то $T_h \cdot P_e$ — общее время, затраченное на обработку, и

$$T_s = T - T_h \cdot P_e.$$

Подставляя это выражение в уравнение 9.2, мы имеем

$$P_e = a' \cdot (T - T_h \cdot P_e) \cdot N,$$

или, после преобразований,

$$P_e = \frac{a' \cdot N \cdot T}{1 + a' \cdot T_h \cdot N} \tag{9.3}$$

Это уравнение описывает функциональный ответ типа 2 и известно под названием «дисковое уравнение» Холлинга, потому что Холлинг впервые экспериментально получил ответ типа 2, поручив ассистенту с завязанными глазами подбирать («охотиться» на) кружочки наждачной бумаги. Обратите внимание, что уравнение дает число жертв, съеденных за определенный период времени T, и что плотность популяции жертвы (N) в течение этого периода считается постоянной. В экспериментах это условие иногда можно соблюдать, восполняя убыль съеденных жертв; но если хищник снижает плотность популяции жертв, то в этом случае требуются гораздо более сложные модели. Такие модели описаны Хасселем (Hassell, 1978), который обсуждает также методы оценки частоты нападений и времени обработки по рядам эмпирических данных.

Было бы неверно считать, что наличие времени обработки является единственным или исчерпывающим объяснением для всех функциональных ответов типа 2. Например, если выгодность жертвы на самом деле меняется, то при высокой плотности популяции жертв число их в рационе, несмотря на высокую степень выгодности, может снижаться (Krebs et al., 1983) или же при высокой плотности жертв хищник может стать нерешительным и охотиться менее эффективно.

9.5.2. Функциональный ответ типа 1

Пример функционального ответа «типа 1» приведен на рис. 9.8, где показана скорость, с которой *Daphnia magna* потребляет дрожжевые клетки при разной плотности взвеси (Rigler, 1961).



Рис. 9.8. Функциональный ответ типа 1 *Daphnia magna* на различную концентрацию дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. (По Rigler, 1961.)

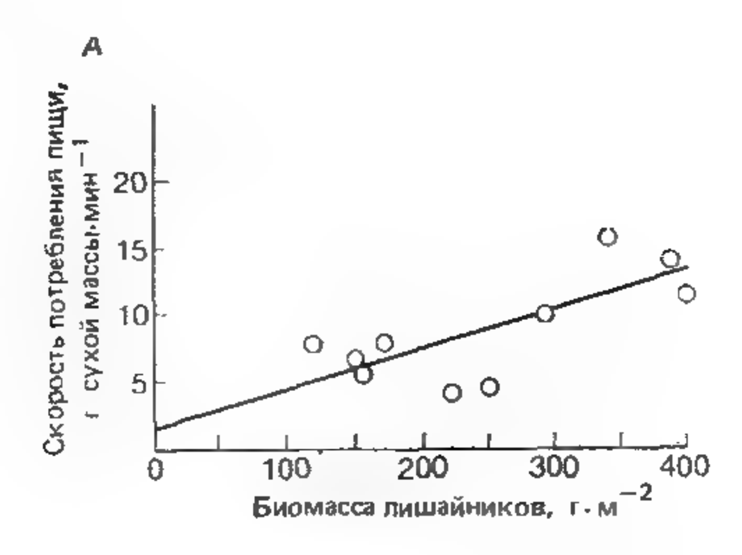
С увеличением плотности скорость потребления линейно растет, достигая максимального значения, а в дальнейшем независимо от увеличения плотности остается на максимальном уровне. Такая зависимость наблюдается потому, что дрожжевые клетки извлекались дафниями из постоянного объема воды, омывающей фильтрующий аппарат, и, таким образом, количество полученной пищи с ростом концентрации взвеси возрастало линейно. Однако при концентрации клеток выше чем 10^5 в 1 мл дафнии не в состоянии проглатывать (т. е. обрабатывать) все отфильтрованные частицы, и поэтому независимо от концентрации пищи они потребляли ее с постоянной скоростью (на постоянном уровне). Другими словами, при функциональном ответе типа 1 ниже максимального уровня потребления время обработки равно нулю и $T_s=T$. Следовательно, применимо уравнение 9.2, и наклоном кривой является a' (частота нападений или эффективность поиска), т. е. доля частиц, съеденных за единицу времени.

Кривая ответа типа 1 в полном виде с линейно возрастающим и горизонтальным участками, подобная той, что приведена на рис. 9.8, получается довольно редко. Но существует много примеров, особенно среди растительноядных животных, в которых в исследованном диапазоне плотности корма скорость потребления линейно возрастает (рис. 9.9). Другими словами, в этих примерах нет признаков замедления в росте потребления, которое характерно для ответа типа 2.

9.5.3. Функциональный ответ типа 3

Ответ типа 3 и переключение. — Ответ типа 3 и изменение времени обработки жертвы или эффективности поиска.

Функциональный ответ типа 3 показан на рис. 9.10, *А*. При высокой плотности пищи он сходен с функциональным ответом типа 2; в обоих случаях объяснение одно и то же. Однако



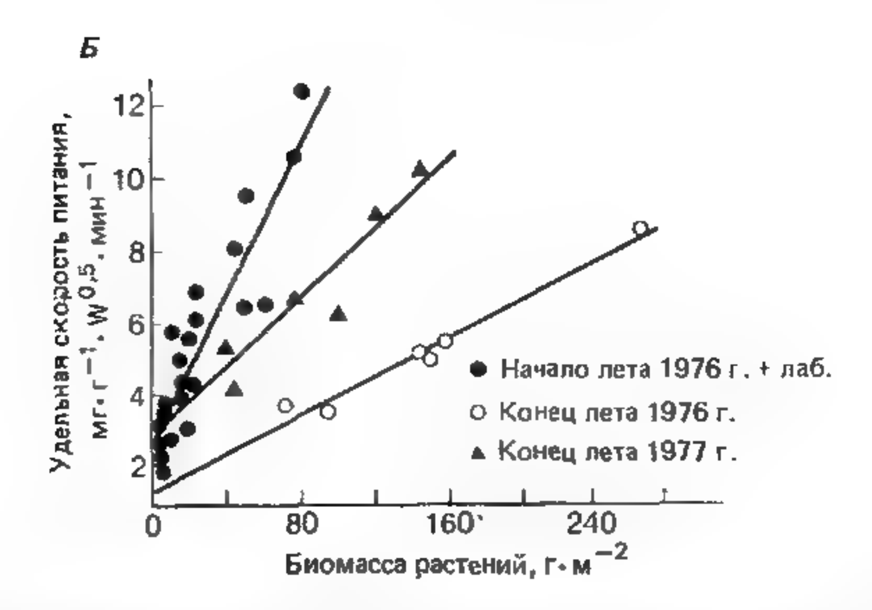


Рис. 9.9. Линейный функциональный ответ у двух видов растительноядных животных. *А*. Северный олень, питающийся лишайниками (Batzli et al., 1981). *Б*. Бурые лемминги, питающиеся в сообществах «пушицы—осоки» (White et al., 1981). (По Crawley, 1983.)

при низкой плотности пищи на кривой ответа типа 3 имеется участок ускоренного роста, на котором увеличение плотности пищи ведет к более быстрому, чем линейное, возрастанию скорости потребления. Таким образом, в целом ответ типа 3 описывается S-образной или сигмоидной кривой.

Одним из важных способов, которым может быть получена кривая ответа типа 3, является переключение части консументов (разд. 9.2.3). И действительно, сходство между рис. 9.10, *А* и 9.2 легко заметно. Различие между ними заключается в том, что при обсуждении переключения основное внимание уделяется плотности данной жертвы *относительно* плотности альтернативной, тогда как функциональный ответ основан только на *абсолютной* плотности одного типа жертвы. Тем не менее на практике абсолютная и относительная плотности, по-видимому, тесно связаны и, таким образом, переключение, вероятно, часто приводит к функциональному ответу типа 3.

В более общем случае функциональный ответ типа 3 будет возникать всякий раз, когда увеличение плотности пищи ведет к возрастанию у консумента эффективности поиска или к снижению времени обработки. Между тем эти два показателя так влияют на скорость потребления пищи, что увеличение a' или уменьшение T_h приводит к более быстрому росту скорости, чем можно было бы ожидать исходя только из увеличения плотности пищи. В качестве примера на рис. 9.10, *Б* показано, как паразитоид *Venturia canescens* все большую часть своего времени проводит в поисках хозяина, по мере того как увеличивается плотность популяции хозяев. С увеличением плотности популяции хозяина эффективность охоты паразитоида повышается, и скорость потребления при этом не просто растет, но в начальный период растет с ускорением. В результате получается функциональный ответ типа 3.

Одно время было принято считать, что функциональный ответ типа 2 характерен для беспозвоночных животных, а типа 3 – для позвоночных; при этом подразумевалось, что изменения в поведении, связанные с ответом типа 3, свойственны главным образом позвоночным животным. Однако в настоящее время, учитывая данные по переключению консументов, можно, вероятно, считать, что функциональный ответ типа 3 широко распространен как среди позвоночных, так и среди беспозвоночных животных.

9.5.4. Значение функциональных ответов для динамики популяций

Разные типы функционального ответа по-разному влияют на динамику исследуемых популяций хищника и жертвы. Если по мере роста плотности пищи темп увеличения скорости потребления *снижается* (ответ типа 2, ответ типа 1 при достижении постоянной скорости и ответ типа 3 при высокой плотности пищи), то при высокой плотности популяция жертвы в меньшей степени подвержена влиянию хищника, чем при низкой. Такая обратная зависимость будет вести к дестабилизирующему воздействию на динамику популяций. С другой стороны, если темп увеличения скорости потребления с ростом плотности пищи *повышается* (ответ типа 3 при низких значениях плотности), то при высокой плотности популяции жертвы в большей степени подвергаются влиянию хищника, чем при низкой, и такая зависимость от плотности будет вести к стабилизации динамики взаимодействующих популяций.

Важно, однако, понять, что функциональный ответ является только одним из элементов среди множества факторов, влияющих на динамику взаимодействующих популяций. Они могут действовать в направлении стабилизации или дестабилизации,

но эти тенденции могут быть ослаблены (или усилены) влиянием других компонентов взаимодействия. В частности, степень влияния функционального ответа на динамику популяций зависит от того, насколько скорость потребления пищи повышается или понижается в диапазоне значений плотности, характерном для популяции «жертвы».

9.6. Влияние плотности консументов: взаимная интерференция

Взаимная интерференция приводит к снижению скорости потребления. — Коэффициент интерференции. — Социальное облегчение. — Взаимная интерференция имеет тенденцию стабилизировать динамику численности популяций хищника и жертвы.

Нет консументов, которые живут изолированно: все они испытывают на себе влияние других консументов. Наиболее наглядным примером является конкуренция; многие консументы сталкиваются с эксплуатационной конкуренцией за ограниченные пищевые ресурсы, когда плотность потребителей высока, а количество пищи мало; в таком случае по мере увеличения плотности консументов происходит снижение скорости потребления пищи каждой особью. Однако, даже если запасы пищи не ограничены, скорость ее потребления в расчете на одну особь при увеличении плотности консументов может снижаться за счет ряда взаимодействий, которые имеют общее название *взаимная интерференция*. Например, многие консументы взаимодействуют с другими особями популяции на поведенческой основе; на потребление пищи при этом остается меньше времени и скорость ее потребления в целом снижается. Так, колибри активно и агрессивно защищают обильные источники нектара; барсуки охраняют и регулярно посещают «отхожие места», расположенные вдоль границы с соседними участками, а самки *Rhyssa persuasoria* (перепончатокрылые из сем. Ichneumonidae; являются паразитоидами личинок рогохвостов) угрожают, и если возникает необходимость, то активно изгоняют с собственной территории на стволе дерева вторгнувшуюся на нее другую самку (Spradbery, 1970).

Взаимная интерференция может также возникать в тех случаях, когда увеличение плотности консументов ведет к повышенной скорости эмиграции (рис. 9.11) или когда консументы крадут друг у друга пищу (как делают многие чайки), или когда жертвы реагируют на присутствие хищника и становятся менее уязвимыми. Однако во всех этих случаях эффект по сути один и тот же: в присутствии других консументов средняя скорость потребления пищи каждой особью понижается и с увеличением плотности популяции хищников этот эффект растет.

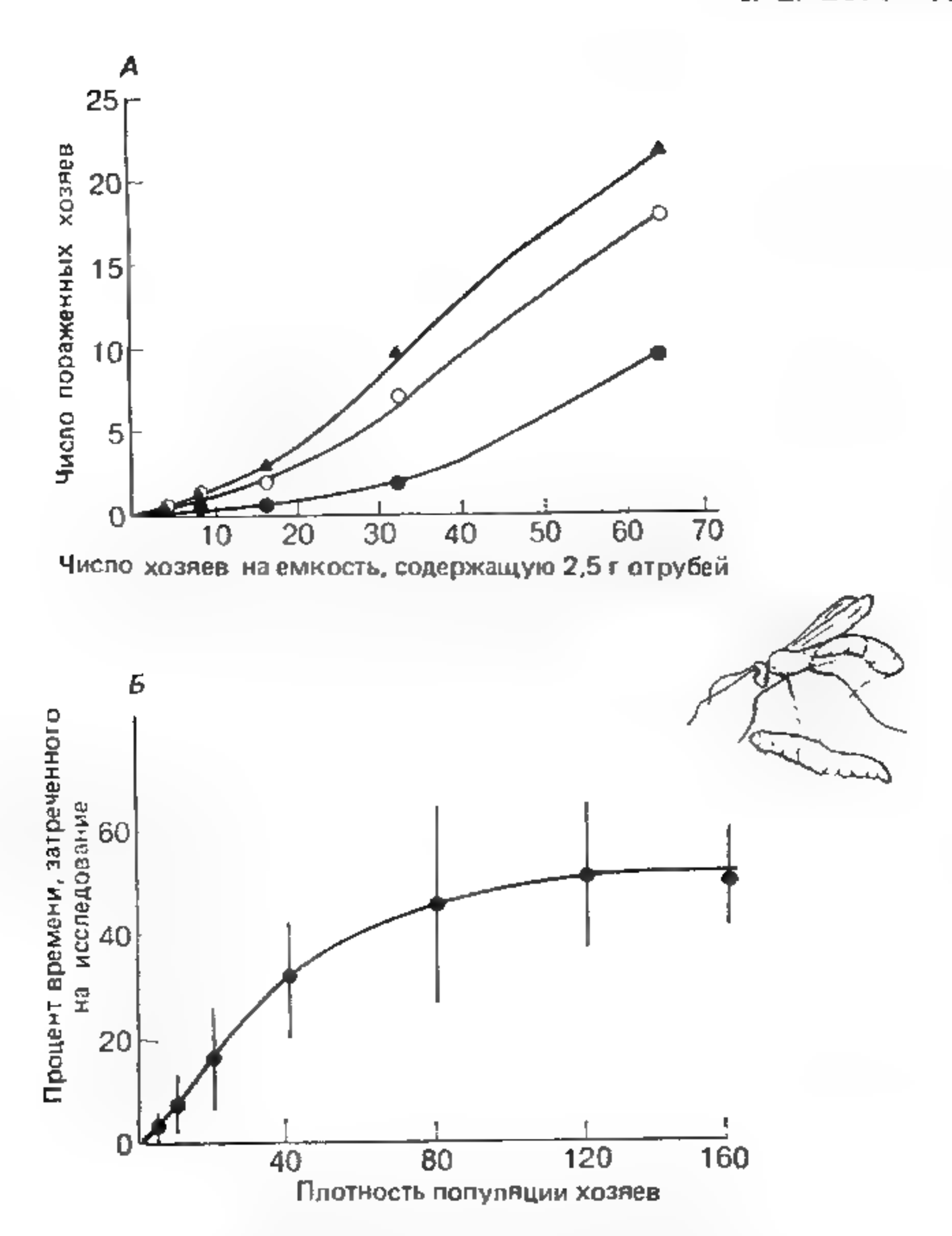


Рис. 9.10. *А*. Функциональный ответ типа 3 (сигмоидный) у наездников-ихневмонид *Venturia canescens*, поражающих личинок *Cadra* второго (черные кружки), третьего (белые кружки) и четвертого (треугольники) возрастов (Takahashi, 1968). *Б*. Поведенческая основа этого ответа: связь между временем, которое *Venturia canescens* тратит на исследование (в процентах от всего времени наблюдения), и плотностью личинок хозяев *Plodia interpunctella* (средние значения и 95%-ные доверительные интервалы). (По Hassell et al., 1977.)

Хассел и Варли (Hassell, Varley, 1969; см. Hassell, 1978) показали, как в единой форме можно выразить различные случаи взаимной интерференции. Для этого нужно рассчитать эффективность поиска консумента и в логарифмической шкале нанести ее против значений плотности (рис. 9.12). (Эффективность поиска консумента (a') соответствует аналогичной величине в дисковом уравнении Холлинга.) Как и следовало ожидать, графики имеют отрицательный наклон: эффективность поиска, а следовательно, и скорость потребления пищи особью с ростом плотности популяции консумента уменьшается. В каждом случае наклон принимает значение $-m$, а показатель m из-

вестен как *коэффициент интерференции.* При очень низких значениях плотности (например, рис. 9.12, *А*) эффект интерференции незначителен. Но при средней и высокой плотности хищников m имеет тенденцию сохранять постоянное значение (рис. 9.12, *А* и *Б*); и действительно, m часто остается постоянным во всем изученном диапазоне значений плотности (например, постоянный наклон на рис. 9.12, *Б*).

Конечно, важно помнить, что скорость потребления пищи в расчете на одну особь при увеличении плотности популяции консументов не всегда снижается. Иногда, особенно при низкой плотности, может наблюдаться повышение скорости потребления, связанное с положительным влиянием одного консумента на поведение другого *(социальное облегчение)*. Например, во многих случаях в стадах, стаях или косяках позвоночных животных увеличение плотности организмов может вести к снижению времени, которое каждая особь проводит, наблюдая за хищниками, в результате чего остается больше времени для питания (примеры на птицах содержатся в работе Barnard, Thompson, 1985).

Но все же, без сомнения, более общим правилом является *снижение* скорости потребления пищи особью при повышении плотности популяции консументов. Вероятно, это снижение отрицательно сказывается на плодовитости, росте и вероятности гибели отдельных особей, и с увеличением плотности этот отрицательный эффект будет возрастать. Таким образом, в популяции консументов осуществляется зависимый от плотности контроль и, следовательно, взаимная интерференция стабилизирует динамику численности популяций хищников и динамику взаимодействующих популяций хищника и жертвы.

9.7. Консументы и кормовые пятна

Что такое пятна? — Предпочтение пятен определенного типа — распространенное явление.

Бесспорно, хотя до сих пор мы это специально не обсуждали, что все хищники живут в неоднородной среде и их корм распределен неравномерно. Кормовыми пятнами могут быть естественные дискретные физические объекты: для питающейся плодами птицы таким пятном является усыпанный ягодами куст, а покрытый тлями лист — это кормовое пятно для божьей коровки. Но «пятном» может считаться и произвольно выбранный участок в среде, которая на первый взгляд однородна; болотная птица, кормящаяся на песчаном побережье, может воспринимать разные участки площадью в 10 м² как кормовые пятна с разной плотностью червей. Но в любом случае пятно

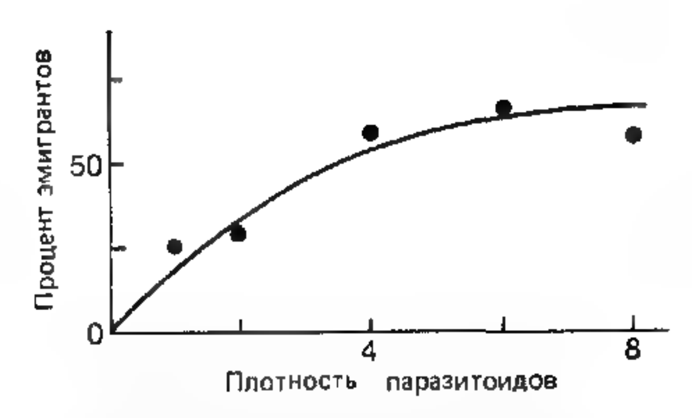


Рис. 9.11. Взаимная интерференция: с увеличением плотности популяции паразитоидов-ихневмонид *Diadromus pulchellus* наблюдается усиление эмиграции их самок из экспериментального садка. (Из Hassell, 1978, по Noyes, 1974.)

следует определять с точки зрения конкретного консумента. Если для божьей коровки и один лист представляет собой кормовое пятно, то для более крупной и подвижной насекомоядной птицы более подходящим пятном является участок кроны размером в квадратный метр или даже все дерево.

Консументы выбирают такие местообитания, в которых есть пригодная для них пища. Но даже в пределах этих местообитаний пища распределена неравномерно и, как правило, животные предпочитают определенные кормовые пятна. В основе этого предпочтения может быть качество корма, например заяц-беляк в большей степени выедает вереск на тех участках, где он содержит больше азота (Moss et al., 1981). Но, кроме того, выбор кормовых пятен может быть связан с избеганием давления хищников или паразитоидов или с поиском укрытий от неблагоприятных погодных условий (Crawley, 1983).

9.7.1. Агрегирующий ответ и частичные убежища

Агрегирующий ответ обычно приводит к параллельному возникновению неблагоприятных эффектов, но не всегда. — Частичные убежища возникают в результате пятнистого распределения неблагоприятных эффектов.

Лучше всего подкреплены данными те случаи предпочтения кормовых пятен, когда эти пятна различаются по *плотности* находящихся на них пищевых объектов. На рис. 9.13, *А—Г* показан ряд примеров того, как отдельные консументы проводят большую часть времени в пятнах с наибольшей концентрацией жертв. Это явление известно, как *агрегирующий ответ* со стороны консументов, поскольку одно из его последствий — склонность животных скапливаться в участках с высокой плотностью жертв. Примеры на рис. 9.13, *Д—Е* хорошо это иллюстрируют.

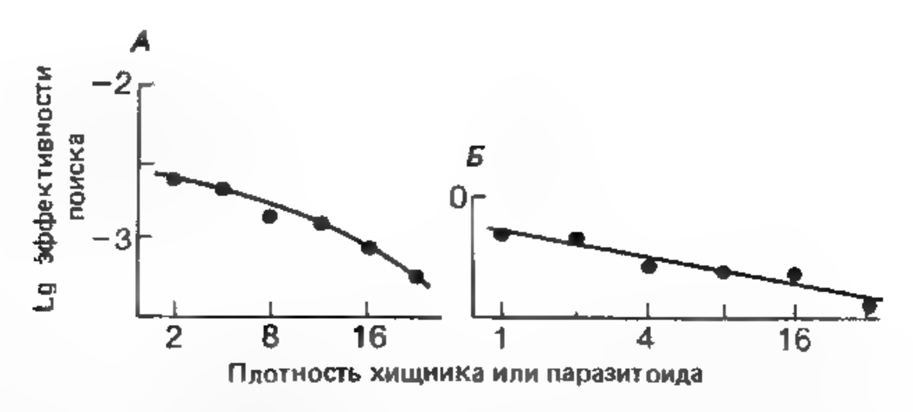


Рис. 9.12. Взаимная интерференция: зависимость эффективности поиска от плотности паразитоидов или хищников (масштаб логарифмический). *А. Eucarsia formosa*, паразитирующая на белокрылках *Trialeurodes vaporariorum* (Burnett, 1958). *Б. Phytoseiulus persimilis*, питающийся нимфами клеща *Tetranchyus urticae* (Fernando, 1977). (По Hassell, 1978.)

Агрегирующие ответы выражаются в том, что консументы предпочитают пятна с высокой плотностью пищи и благодаря этому скорость потребления пищи в этих пятнах высока. Кроме того, в пятнах, где консументы проводят большую часть времени, «жертвы», как правило, имеют наибольшую возможность подвергнуться нападению. Для паразитоидов, например, это можно видеть на рис. 9.14. Дольше всего паразитоиды находятся в пятнах с самой высокой концентрацией хозяев (т. е. имеет место агрегирующий ответ); следовательно, они исследуют эти пятна наиболее тщательно, обнаруживают и поражают большой процент хозяев. Как следствие этого животные-хозяева в пятнах низкой плотности подвергаются нападению с очень низкой вероятностью, и, таким образом, разреженные пятна служат для популяции хозяев *частичным убежищем*. Другими словами, часть популяции жертвы менее уязвима для хищничества, чем в том случае, когда хищники посещают кормовые пятна случайным образом.

Бывает, однако, что соответствие между агрегирующим ответом и распределением поражающего воздействия не всегда соблюдается. Например, на рис. 9.15 показан агрегирующий ответ у другого вида паразитоида, но на этот раз его следствием является бо́льшая уязвимость хозяев в пятне с *низкой* плотностью (где паразитоиды проводят *наименьшее* время). На первый взгляд это кажется удивительным, но существует ряд причин, объясняющих такую ситуацию (Morrison, Strong, 1981; Hassel, 1982). Время обработки у данного паразитоида, например, столь велико, что они могут атаковать только очень небольшую часть животных-хозяев в пятнах с высокой плотностью, или в этих пятнах может быть более высокая частота встреч с уже зараженными хозяевами, что может вызвать преждевременный уход паразитоидов из них. Даже в этих случаях популяция жертв имеет частичное убежище. Различие состоит в том, что убежище находится в пятнах с высокой, а

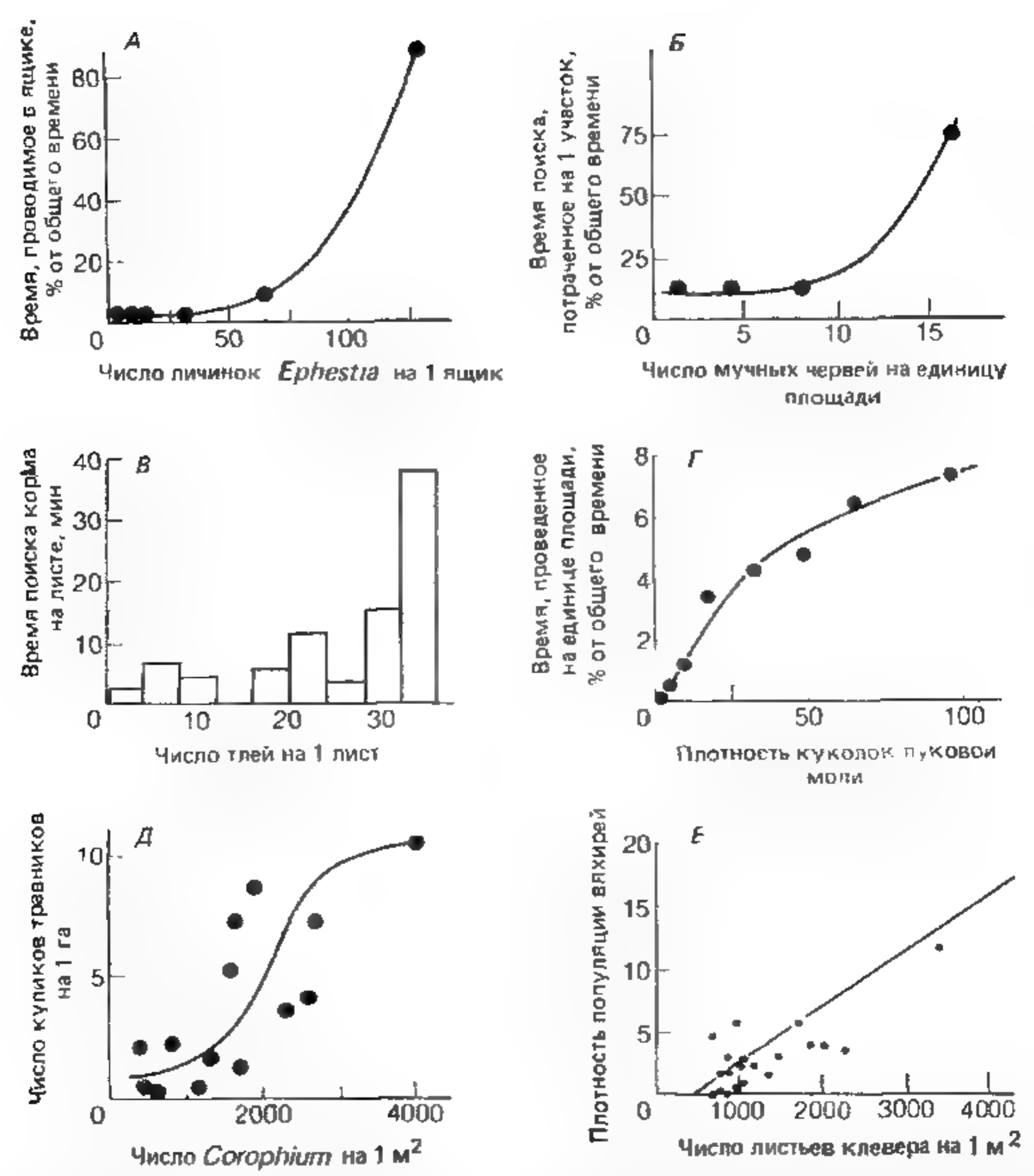


Рис. 9.13. Совокупные ответы (в основном по Hassell, May, 1974). *А*. Паразитоид *Venturia canescens* проводит больше времени в ящиках с высокой плотностью своего хозяина *Ephestia cautella* (по Hassell, 1971.) *Б*. Большие синицы (*Parus major*) проводят больше времени в поисках корма в местах с высокой плотностью мучных червей (*Tenebrio mollitor*). (По Smith, Dawkins, 1971). *В*. Личинки божьих коровок (*Coccinella septempunctata*) больше времени проводят на листьях с высокой плотностью своих жертв, тлей (*Brevicoryne brassicae*). (По Hassell, May, 1974.) *Г*. Паразитоид *Diadromus pulchellus* больше времени проводит там, где выше плотность куколок луковой моли (*Acrolepia assectella*). (По Noyes, 1974.) *Д*. Кулик травник (*Tringa totanus*) скапливается на участках с высокой плотностью своих жертв — амфипод *Corophium volutator*. (По Goss-Custard, 1970.) *Е*. Вяхири (*Columba palumbus*) концентрируются в районах с более высокой плотностью клевера. (По Murton et al., 1966.)

не с низкой плотностью хозяев. Таким образом, частичные убежища встречаются (и возникает частичная защита) всякий раз, когда поражающий эффект хищников устойчиво неравномерно распределен среди пятен жертв. Чаще всего (но не всегда) относительно более защищенными оказываются те жертвы, которые находятся в пятнах с низкой плотностью.

9.7.2. Последствия группового размещения для динамики численности популяций

Частичные убежища способствуют стабилизации динамики численности популяции хищника и жертвы. — Агрегация и псевдоинтерференция.

Существование частичных убежищ при взаимодействии хищник—жертва ведет к стабилизации динамики численности популяций. Даже при высокой плотности популяции хищника некоторое число жертв остается нетронутым, что защищает популяцию жертвы от наиболее сильных воздействий хищника. Это приводит к тому, что хищник всегда имеет в своем распоряжении популяцию жертвы, которой он питается. Обратите внимание на то, что такой стабилизирующий эффект является всего лишь следствием предпочтения, которое хищник оказывает наиболее выгодным кормовым пятнам; хищники ведут себя таким образом *не* «для того, чтобы» стабилизировать взаимодействия хищник—жертва.

Стабилизирующий эффект также можно объяснить, если принять во внимание воздействие группового размещения на скорость потребления пищи. Когда плотность популяции консументов невысока, они концентрируются на участках с высокой плотностью жертвы и благодаря этому питаются с гораздо более высокой скоростью, чем при случайном размещении. Однако при высокой плотности популяции консументов пятна с высокой плотностью жертвы быстро истощаются. Консументы при этом неспособны поддерживать высокую скорость потребления, которой они достигают, если находятся в условиях низкой плотности. И действительно, по мере увеличения плотности консументов скорость потребления пищи падает; именно этот зависящий от плотности эффект является фактором, стабилизирующим динамику взаимодействующих популяций. Описанный эффект известен под названием *псевдоинтерференции* (Free et al., 1977), потому что вытекает из зависимости (снижающаяся скорость потребления при увеличении плотности консументов), которую принято связывать с взаимной интерференцией консументов (разд. 9.6).

9.7.3. Агрегации растительноядных организмов

Растительноядные организмы часто образуют скопления, не являющиеся следствием агрегирующего ответа. — Скопления растительноядных создают частичные убежища для растений.

Среди растительноядных организмов простые агрегирующие ответы распространены гораздо менее, чем среди истинных хищников и паразитоидов (но см. рис. 9.13, *E*). Так, например,

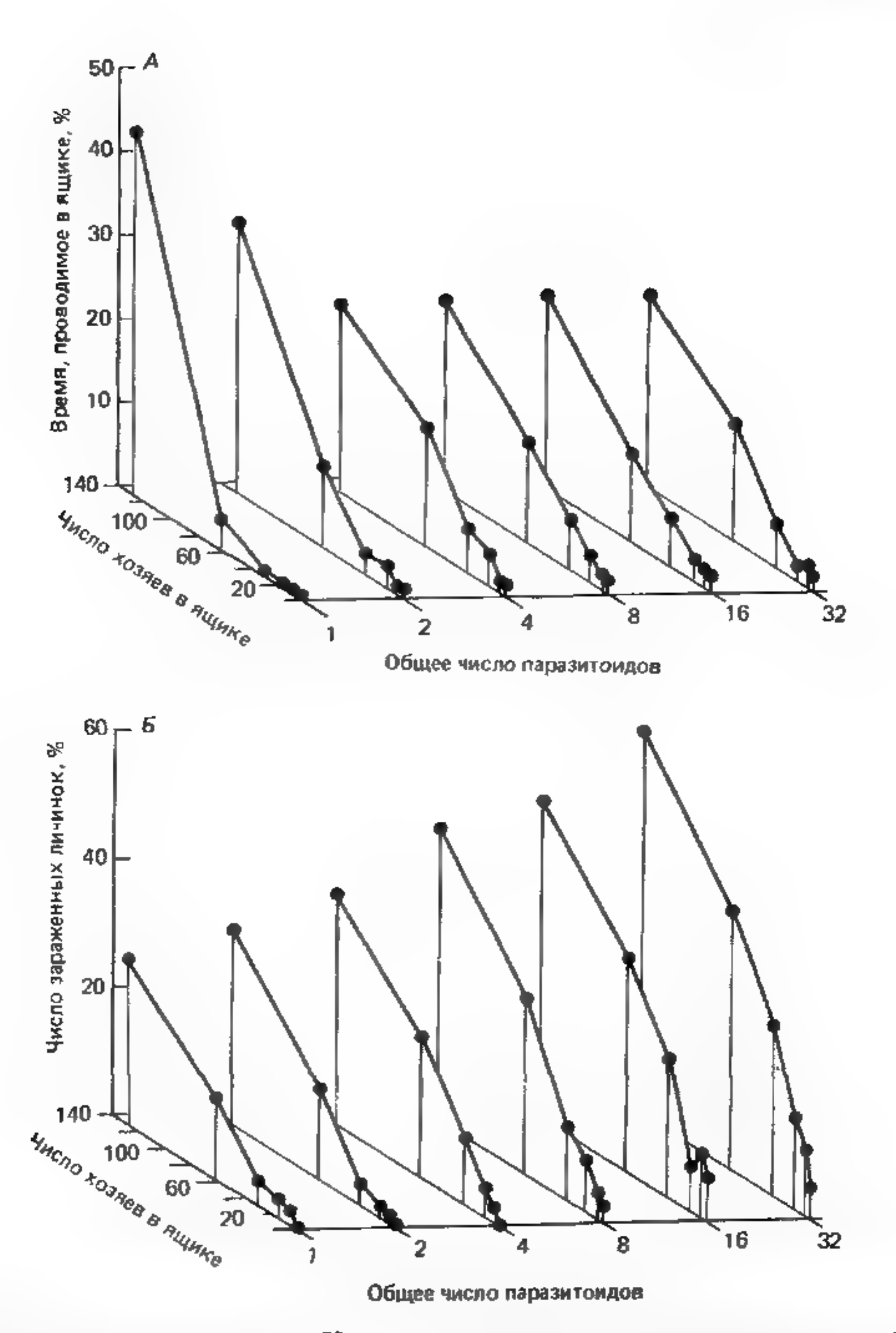
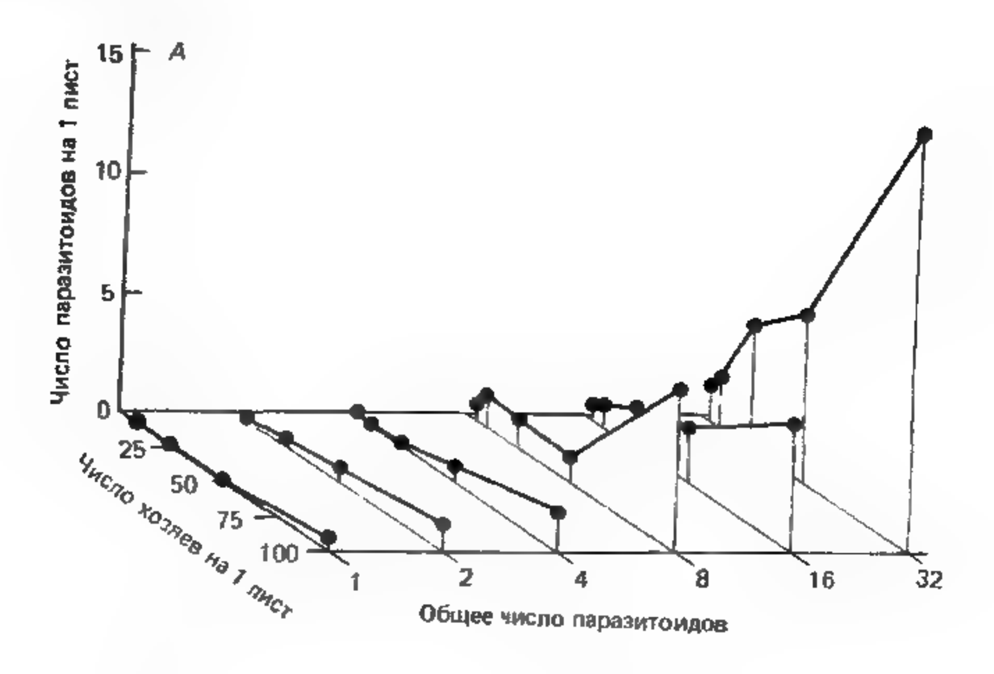


Рис. 9.14. *А*. Совокупный ответ *Venturia canescens*, которая проводит больше времени в ящиках с высокой плотностью хозяев *Ephestia cautella*. *Б*. Распределение поражающего воздействия: в контейнерах, где плотность личинок невелика, они имеют частичное убежище и вероятность их заражения мала. (По Hassell, 1982.)

различные виды растительноядных насекомых достигают наибольшей численности при различных значениях плотности растений *Brassica*: личинки бабочки *Pieris rapae* наиболее многочисленны на участках с низкой плотностью растений; жуки *Phyllotreta striolata* — на участках с промежуточными, а *Phyllotreta cruciferae* — на участке с самыми высокими значениями плотности посадки (Cromartie, 1975). Объяснить это можно скорее всего тем, что многие растительноядные насеко-



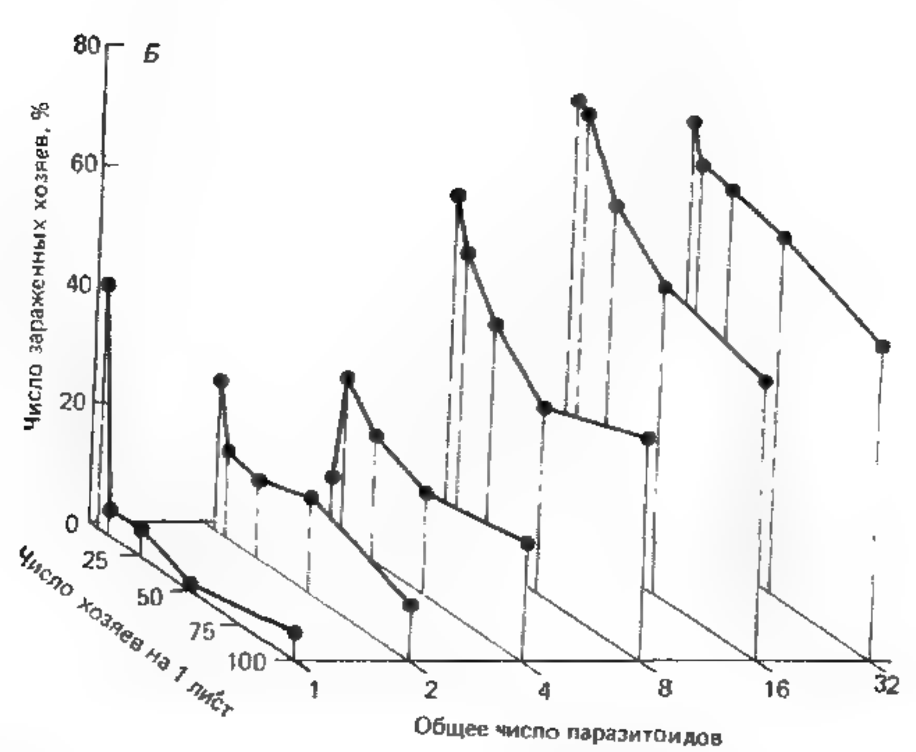


Рис. 9.15. *А*. Агрегирующий ответ *Trichogramma pretiosum*, которые скапливаются на листьях с высокой плотностью своих хозяев *Plodia interpunctella*. *Б*. Распределение поражающего воздействия: при *высокой* плотности листьев хозяева частично защищены и вероятность их заражения невелика. (По Hassell, 1982.)

мые используют каждое растение как отдельное кормовое пятно и выбирают наиболее выгодные растения. Растения при более низкой плотности посадки могут быть выбраны потому, что они крупнее или более высокого качества (поскольку они меньше страдают от конкуренции), или потому, что на этих растениях растительноядный организм подвергается меньшему воздействию хищников.

Вместе с тем многие растительноядные животные проявляют выраженное стремление к образованию скоплений, которое

Таблица 9.2. Наблюдаемое размещение кладок яиц *Cactoblastis* на растениях *Opuntia* по сравнению со случайным пуассоновским распределением (при котором дисперсия и среднее значение равны) оказывается агрегированным. (По Monro, 1967.)

Участок	Средняя плотность, число кладок на сегмент	Число кладок яиц на растении		Сравнение по тесту χ^2 наблюдаемых распределений с пуассоновским при одном и том же среднем
		среднее	дисперсия	
1	0,398	2,42	6,16	$P < 0{,}001$*
2	0,265	2,09	22,40	$P < 0{,}001$*
3	0,084	1,24	5,09	$P < 0{,}001$*
4	0,031	0,167	0,247	$P > 0{,}05$**
5	0,112	0,53	1,47	$P < 0{,}01$*
6	0,137	1,97	18,76	$P < 0{,}001$*
7	0,175	0,62	3,55	$P < 0{,}001$*
8	0,112	0,34	0,90	$P < 0{,}05$*

* Кладки яиц размещены более скученно, чем при случайной откладке.
** Распределение кладок не отличается от случайного.

нельзя отнести к агрегирующему ответу (т. е. это не связано с реакцией на «плотность жертвы»). Капустная тля (*Brevicoryne brassicae*) образует скопления на двух уровнях (Way, Cammell, 1970). Изолированные нимфы быстро собираются в большие группы на поверхности одного листа, а популяции на отдельном растении стремятся расположиться на отдельных листьях. Скопления на уровне целого растения можно наблюдать в тех случаях, когда бабочка *Cactoblastis cactorum* нападает на кактусы опунции (*Opuntia inermis* и *Opuntia stricta*) (Monro, 1967). Самки бабочек откладывают яйца кучками, по 70—90 яиц в каждой; как видно из табл. 9.2, размещение групп яиц на растениях высоко агрегированное.

Существование скоплений растительноядных животных создает «частичные убежища» для растений таким же по сути образом, как и агрегирующий ответ, т. е. вызывая неравномерное распространение поражающего эффекта. Если капустная тля нападает только на один лист четырехлистного растения капусты (что в действительности и происходит), то остальные три листа выживают, но если то же самое количество тлей равномерно распределится по четырем листьям, то все четыре листа будут уничтожены (Way, Cammell, 1970). И когда *Cactoblastis* нападает на заросли опунции, «неожиданно» большое число растений остается неповрежденным (Monro, 1967; табл. 9.2). Агрегирующее поведение растительноядных насекомых обеспечивает защиту некоторому числу капустных листьев

и растений опунции. Такие частичные убежища также способствуют поддержанию устойчивости динамики взаимодействующих популяций.

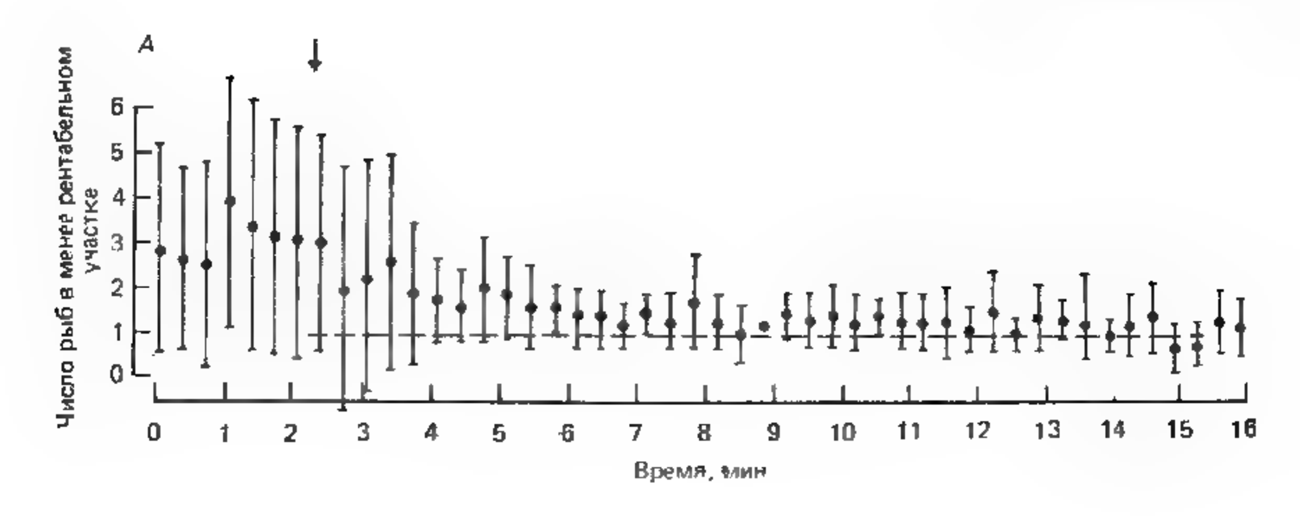
9.8. Идеальное свободное распределение: агрегация и интерференция

Идеальное свободное распределение: равновесие между силами притяжения и отталкивания. — «Равномерное» распределение.

Консументы, по-видимому, стремятся сконцентрироваться в выгодных (часто с высокой плотностью жертвы) кормовых пятнах, где их ожидаемая скорость потребления пищи будет самой высокой. Также мы выяснили (в разд. 9.6), что консументы склонны конкурировать и мешать друг другу, снижая тем самым скорость потребления пищи каждой особью. Из этого следует, что первоначально наиболее выгодные пятна очень быстро становятся менее выгодными, потому что привлекают много консументов. На самом деле может оказаться, что эти пятна с высокой плотностью жертвы менее выгодны, чем пятна с более низкой плотностью, с самого начала привлекающие меньшее количество консументов. Мы можем ожидать, что вследствие этого консументы будут перераспределяться.

Было высказано предположение, что, если консументы добывают пищу оптимальным способом, то процесс перераспределения будет продолжаться до тех пор, пока выгодность всех кормовых пятен не станет одинаковой (Fretwell, Lucas, 1970; Parker, 1970). Это должно произойти потому, что, до тех пор пока существуют различия в выгодности кормовых пятен, консументы будут покидать менее выгодные пятна и переходить на более выгодные. Возникающее в результате этого процесса размещение Фретуэлл и Лукас назвали *идеальным свободным размещением:* консументы «идеальны» в своем умении оценивать выгодность и «свободны» в перемещении от одного пятна к другому. Обратите внимание на то, что при идеальном свободном размещении по причине одинаковой выгодности всех пятен все консументы потребляют корм с одинаковой скоростью. Однако в разных случаях размещение особей в деталях будет меняться, так как оно зависит от конкретной природы, а также и интенсивности конкуренции и интерференции среди консументов.

Существует несколько простых случаев, в которых размещение консументов, по-видимому, соответствует идеальному свободному размещению (рис. 9.16). Кроме того, существует много примеров, где соответствие выражено крайне слабо, скорее всего оттого, что консументы и не «идеальны», и не «свободны». Важным, однако, является более общий вопрос, заключающийся в том, что размещение консументов по кормовым пят-



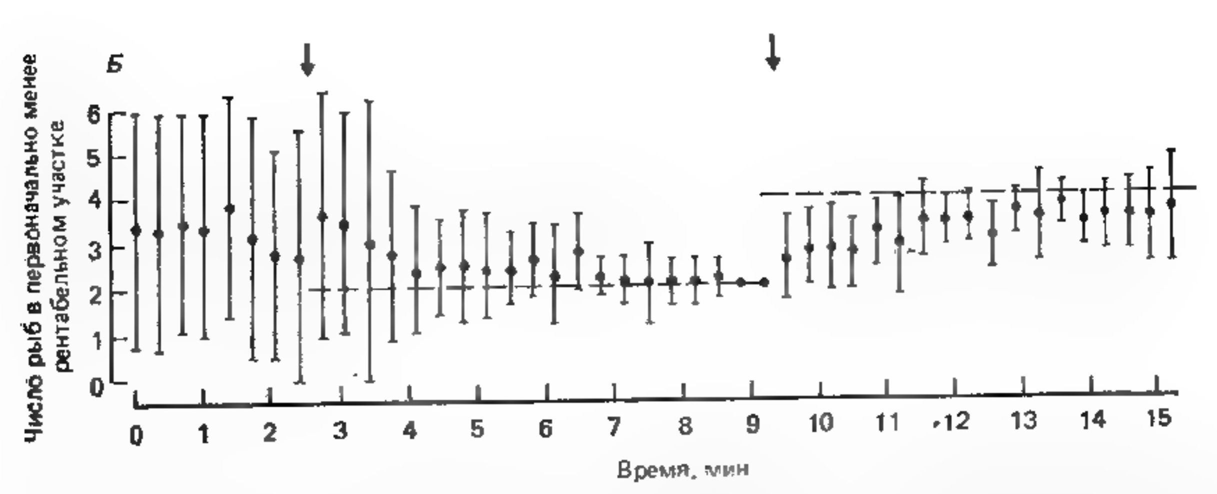


Рис. 9.16. Колюшки (небольшая рыба) размещаются в соответствии с моделью идеального свободного распределения. В каждом случае использованы шесть рыб, которые могли кормиться в «более рентабельном» и «менее рентабельном» концах аквариума. Точки и вертикальные линии — средние величины и стандартные отклонения по 8 повторностям (*А*) и 11 повторностям (*Б*). *А*. Число рыб, которые кормятся в менее рентабельном конце при соотношении показателей рентабельности 5 : 1. Стрелкой показано начало питания, а штрихами — линия, соответствующая идеальному свободному распределению. *Б*. То же, что и на рис. *А*, но начальное соотношение показателей рентабельности 2 : 1 затем было изменено на обратное. (По Milinski, 1979.)

нам следует рассматривать как результат взаимодействия привлекающих и отпугивающих сил. Таким образом, агрегирующие ответы и агрегированные размещения, которые рассматривались в разд. 9.7, являются результатом взаимодействия двух тенденций: с одной стороны, стремления консументов концентрироваться на участках с самой высокой плотностью жертв, а с другой — стремления избежать кормовых пятен с высоким уровнем конкуренции и интерференции.

Однако равновесие между основной тенденцией к образованию скоплений и избеганием конкуренции и интерференции не всегда проявляется в виде агрегированного распределения. У некоторых консументов стремление избежать конкуренции и интерференции преобладает над привлекающим воздействием

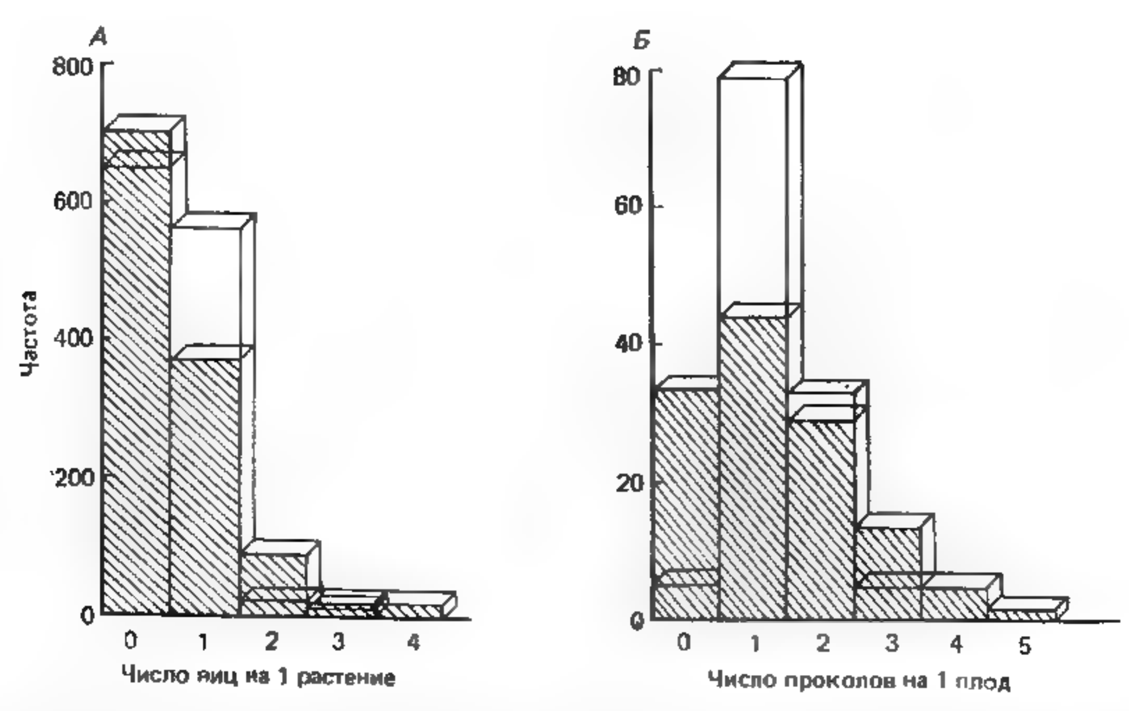


Рис. 9.17. Регулярное, или равномерное, распределение нападений насекомых. *А*. Яйца бабочки *Syncloë* sp. на растениях. *Cardamine pratensis* (Wiklund, Ahrberg, 1978). *Б*. Число «проколов» *Dacus tryony*, которая откладывает яйца в плоды локвы (Monro, 1967). Наблюдавшееся распределение — жирные линии; ожидаемое пуассоновское распределение — тонкие линии). Такое распределение обусловлено тем, что насекомые избегают уже поврежденных частей растения. (По Crawley, 1983.)

«лучших» кормовых пятен, и особи не только не образуют скоплений, но размещаются таким образом, что их распределение на самом деле оказывается даже *более равномерным,* чем было бы при случайном размещении по пятнам. В обоих примерах, приведенных на рис. 9.17, большое число кормовых пятен занято только одним хищником. Конечно, это всего лишь означает, что силы притяжения и отталкивания уравновешены другим способом, который отличается от более обычного равновесия при агрегированном размещении.

9.9. Пятнистость и время: «игра в прятки»

Клещи и апельсины в опытах Хаффейкера. — Агрегация, «игра в прятки» и стабильность.

Реакции консументов на кормовые пятна часто имеют не только пространственную, но и временну́ю составляющую. В таких случаях поведение главных действующих лиц напоминает «игру в прятки». Наиболее известным примером является работа Хаффейкера (Huffaker, 1958; Huffaker et al., 1963); этот автор и его коллеги изучали систему, состоящую из хищного клеща *Typhlodromus occidentalis,* питающегося растительноядным клещом *Eotetranychus sexmaculatus,* который питался на апельсинах, помещенных в лотке среди резиновых мячей.

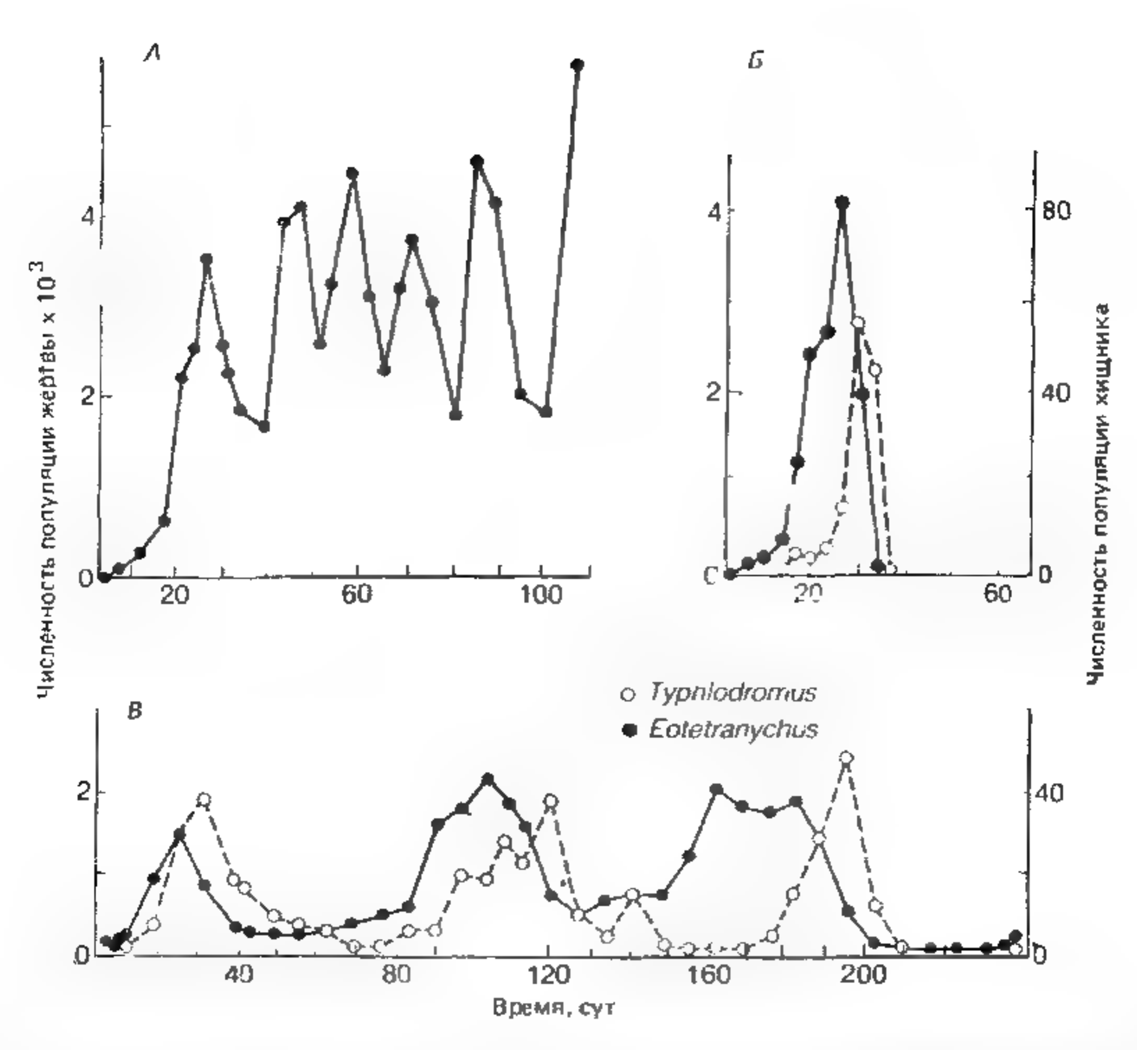


Рис. 9.18. «Игра в прятки». Взаимодействия типа хищник–жертва между клещом *Eotetranychus sexmaculatus* (черные кружки) и поедающим его клещом *Typhlodromus occidentalis* (белые кружки). *А*. Колебания численности популяции *Eotetranychus* в отсутствие хищника. *Б*. Единственный пик численности хищника и жертвы в простой системе. *В*. Устойчивые колебания в усложненной экспериментальной системе. (По Huffaker, 1958.)

В отсутствие хищника в популяции *Eotetranychus* наблюдались устойчивые колебания численности (рис. 9.18, *А*); но если на ранних этапах роста популяции жертвы в систему добавляли хищного *Typhlodromus*, то его численность быстро увеличивалась, он уничтожал растительноядного клеща, а затем погибал сам (рис. 9.18, *Б*).

Взаимодействие, однако, приняло другой вид, когда Хаффейкер сделал микрокосм более «пятнистым». Он увеличил расстояния между апельсинами и частично изолировал каждый из них, создав на лотке сложную систему из вазелиновых барьеров, которые клещи преодолеть не могут. Однако он облегчил расселение *Eotetranychus*, укрепив в лотке несколько вертикальных палочек, с которых эти клещи могли переноситься на шелковых нитях посредством токов воздуха. Таким образом, для жертвы перемещение между пятнами оказывалось гораздо более легким, чем для хищника. В пятнах, заселенных обоими видами клещей, *Eotetranychus* и *Typhlodromus*, хищник выедал

всех жертв и затем или погибал сам или расселялся (с низкой скоростью) в поисках новых пятен. Однако в пятнах, заселенных только жертвами, происходил быстрый, ничем не сдерживаемый рост численности жертвы, сопровождающийся успешным расселением в новые пятна. В пятнах, заселенных только хищными клещами, обычно, прежде чем в них появится пища, происходила гибель самих хищников. Таким образом, в каждом пятне как хищники, так и жертвы в конце концов обречены на вымирание, но в целом в любой момент времени существует мозаика из незаселенных пятен, пятен с хищниками и жертвами, численность которых падает, и пятен с возрастающей численностью жертвы. Такая мозаика способствует поддержанию устойчивых популяций хищника и жертвы (рис. 9.18, *В*). Следовательно, пятнистость, или неоднородность, по-видимому, ведут к стабилизации взаимодействий, обеспечивая для жертвы последовательность «убежищ во времени».

В природных условиях сходная работа была выполнена у побережья Южной Калифорнии на морских звездах, которые питаются в скоплениях моллюсков (Landenberger, 1973, цит. по Murdoch, Oaten, 1975). Сильно поврежденные хищниками скопления моллюсков подвержены разрушительному воздействию штормов, что приводит к гибели моллюсков. Морская звезда питается в скоплении своей жертвы до тех пор, пока жертва не исчезнет. Однако у моллюсков есть планктонные личинки, которые постоянно заселяют новые участки и дают начало новым скоплениям. Морские звезды расселяются гораздо медленнее. Они концентрируются на крупных скоплениях моллюсков (проявляя агрегирующий ответ) и покидают участок, в котором пища уже использована, с некоторой задержкой. Таким образом, одни скопления моллюсков постоянно исчезают, но другие скопления образуются до того, как до них доберется хищник. Агрегирующее поведение морских звезд дает возможность исходно небольшим скоплениям моллюсков увеличиться в размерах и стать более выгодными. Поэтому «игра в прятки» и агрегирующие ответы по существу неразличимы. Они, без сомнения, одинаково способствуют повышению устойчивости взаимодействий между хищником и жертвой.

9.10. Поведение, приводящее к агрегированному размещению

Обнаружение кормовых пятен. — Поиск на ограниченной площади. — Пороговый уровень и время ожидания.

В основе агрегирующих ответов консументов (и вообще их реакций на скопления) лежат различные виды поведения, которые распадаются на две обширные категории: поведение, свя-

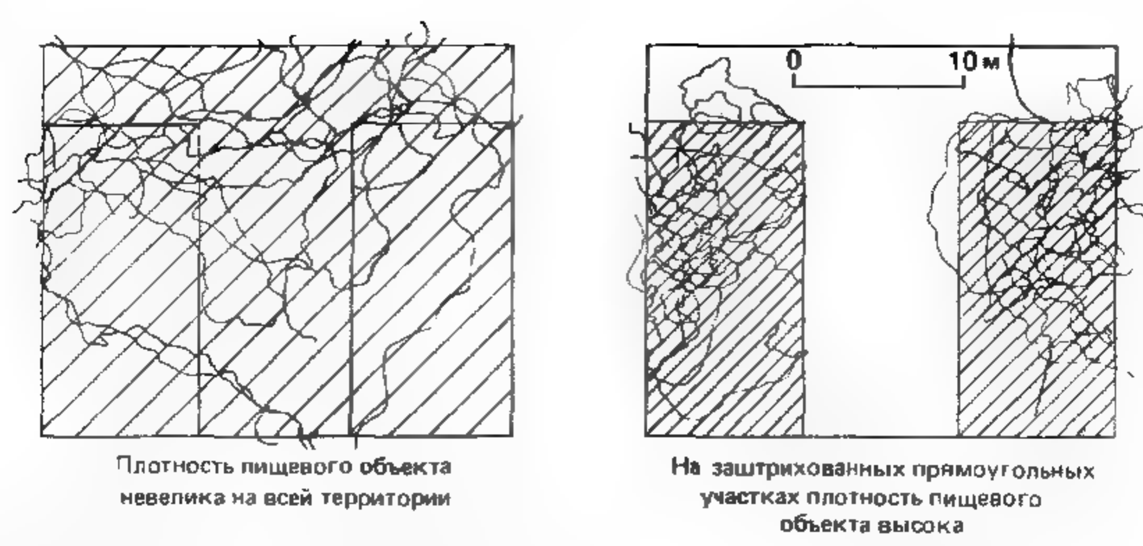


Рис. 9.19. Траектории поиска у дроздов (певчего дрозда — *Turdus philomelos* и черного дрозда — *T. merula*). Птицы имеют тенденцию задерживаться в участках с высокой плотностью жертвы (*справа*), потому что на этих участках они чаще и более резко изменяют направление движения, чем на малокормных участках (*слева*). (По Smith, 1974.)

занное с обнаружением выгодных кормовых пятен, и поведение, включающее реакции консумента, находящегося в пятне. Первая категория включает все случаи, в которых хищники воспринимают на расстоянии существование неоднородности в распределении своих жертв. Например, паразитоида *Callaspidia defonscolombei* к скоплениям его хозяев — личинок мух-журчалок — привлекает запах, который исходит от различных видов тлей, служащих жертвами мух (Rotheray, 1979).

Во второй категории — реакции консументов в пределах кормовых пятен — привлекают внимание два главных аспекта поведения. Первый — это изменение поисковой тактики хищника в ответ на столкновение с отдельным кормовым объектом. В частности, сразу после поедания жертвы, как правило, происходит замедление движения хищника и увеличение частоты поворотов; и то и другое приводит к удержанию хищника вблизи того места, где был съеден последний кормовой объект («поиск на ограниченной площади»). Тем самым консументы проявляют тенденцию задерживаться в кормовых пятнах высокой плотности (где частые столкновения с жертвами приводят к замедлению движения и учащению поворотов) и покидать пятна с низкой плотностью жертв (где хищники движутся быстрее и реже поворачивают). На рис. 9.19 этот вид поведения показан на примере питающихся на лугу птиц. В другом случае консументы могут просто быстрее покидать невыгодные, чем выгодные кормовые пятна. Как раз это и происходит в ситуации, когда хищная личинка ручейника *Plectrocnemia conspersa*, плетущая ловчие сети, питается личинками хирономид в потоке воды, созданном в лаборатории. В начале эксперимента ручейник получал в свои сети одну жертву, а в дальней-

шем его рацион составлял ноль, одну или три жертвы в сутки. Среднее время пребывания в ловчей сети было наибольшим при высокой скорости питания (Hildrew, Townsend, 1980; Townsend, Hildrew, 1980).

Поведение *Plectrocnemia* в связи с неоднородным размещением жертвы содержит также элемент поиска на ограниченной площади; вероятность того, что личинка будет плести сеть в данном месте, зависит от встречи с кормовым объектом (который личинка может поймать даже без сети). Рис. 9.20, *A* показывает, что насытившаяся личинка сразу же начинает строить сеть, тогда как голодная личинка продолжает перемещаться и скорее всего покинет пределы пятна. Поэтому в целом с большей вероятностью жертва будет обнаружена в богатом кормовом пятне (что приведет к постройке ловчей сети) и в богатом пятне будет поддерживаться высокая скорость питания (что уменьшает вероятность оставления сети личинкой). Эти два вида поведения обеспечивают агрегирующий ответ в естественных условиях в ручье на протяжении большей части года (рис. 9.20, *Б*).

Различие в частоте, с которой личинка покидает кормовые пятна с высокой и низкой выгодностью, достигается разными способами; два из них представить себе не трудно. Хищник покидает пятно, если скорость его питания падает ниже порогового уровня или же по истечении определенного промежутка времени (время ожидания) он не поймает никакой жертвы. Какой бы из этих механизмов ни использовался или если на самом деле хищник просто использует поиск на ограниченной площади, результат будет одним и тем же: отдельные хищники будут дольше задерживаться в более выгодных кормовых пятнах и, следовательно, в этих пятнах будет находиться больше хищников.

9.11. Использование кормовых пятен с точки зрения оптимального добывания пищи

Преимущества, получаемые хищником, который больше времени проводит в высококормных пятнах, очевидны. Однако детальное изучение времени пребывания в различных кормовых пятнах представляет собой сложную задачу, поскольку это время зависит от точной оценки различий в выгодности (кормности) пятен, средней выгодности среды в целом, расстояния между пятнами и т. д. Эту проблему изучали довольно подробно с позиции теории оптимального добывания пищи. В частности, значительный интерес вызвала очень распространенная ситуация, в которой сами питающиеся животные уменьшают ресурсы кормового пятна, снижая тем самым со временем его

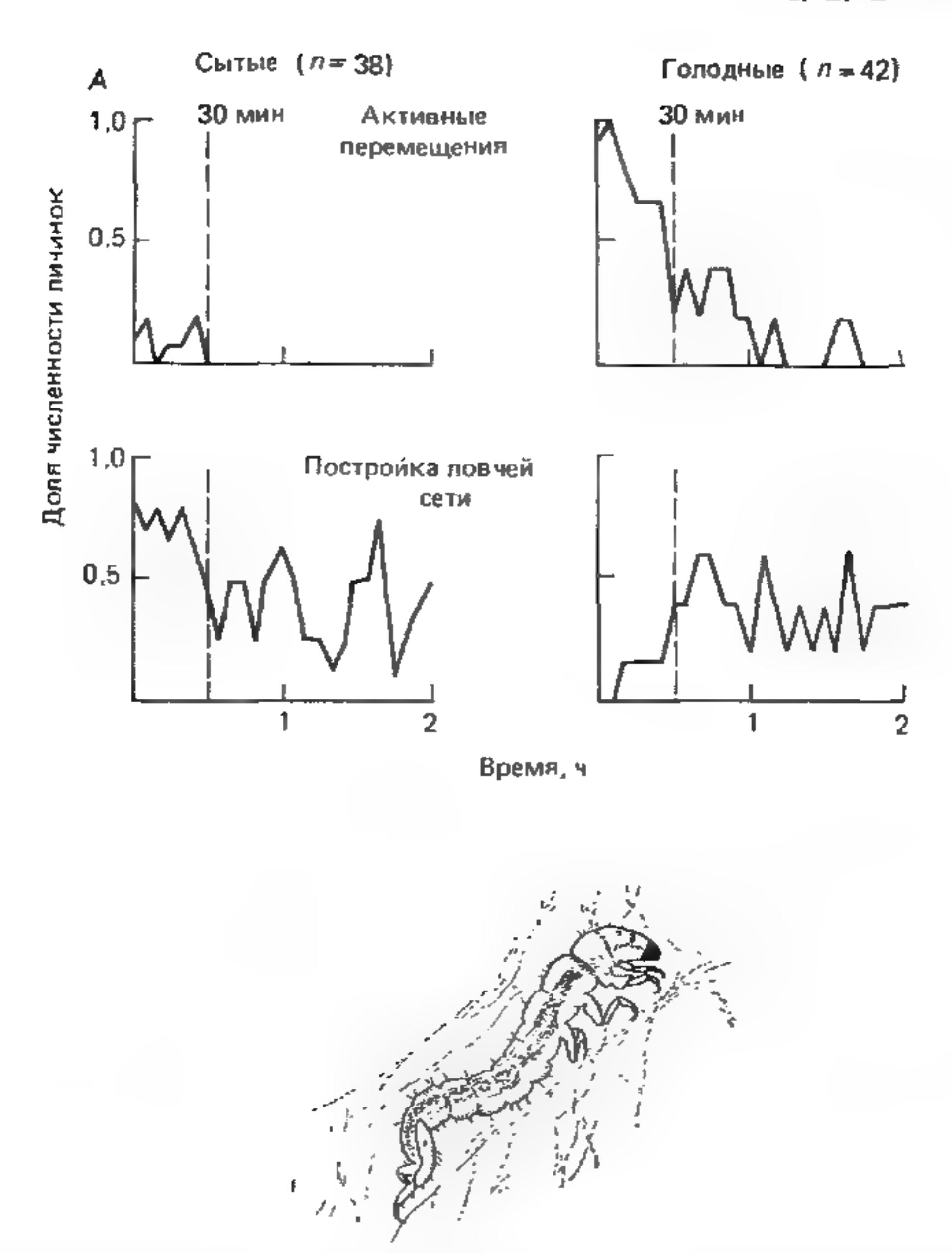


Рис. 9.20. *А*. Попав в кормовое пятно, личинка *Plectrocnemia conspersa* пятого возраста, которая встречает и съедает хирономиду, тотчас же прекращает поиск и начинает постройку ловчей сети. Хищники, которые не встретили жертву в течение 30 мин эксперимента, ведут более активный поиск, поэтому с большей вероятностью покинут пятно.

выгодность. Из многочисленных примеров можно вспомнить хищных насекомых, уничтожающих своих жертв на отдельном листе, и пчел, высасывающих из цветка нектар.

9.11.1. Теорема о пороговой ценности

Когда хищник должен покидать пятно, в котором исчерпываются ресурсы? — Способ максимизации общего поглощения энергии. — Предсказания на основе теоремы о пороговой ценности.

Чарнов (Charnov, 1976b) и Паркер и Стюарт (Parker, Stuart, 1976) предложили сходные модели, позволяющие предсказать поведение консумента, питающегося оптимально в та-

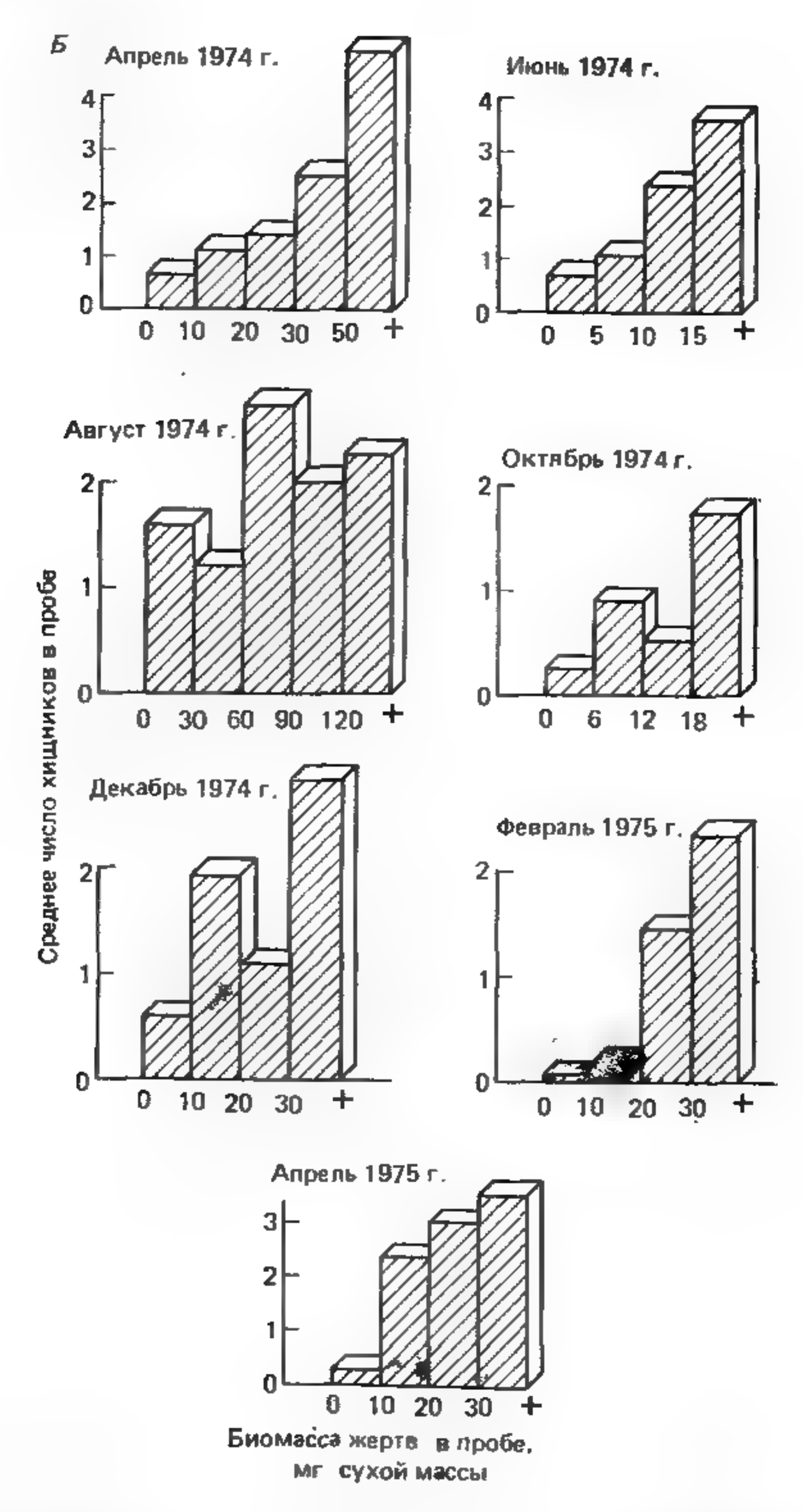


Рис. 9.20. *Б*. Совокупные ответы личинок веснянок пятого возраста в разные сезоны, представленные как зависимость среднего числа хищников от общей биомассы личинок хирономид и весянок в пробе площадью 0,0625 м², взятой на дне ручья ($n=40$). (По Townsend, Hildrew, 1980; Hildrew, Townsend, 1980.)

ких ситуациях. Было показано, что оптимальное время пребывания в кормовом пятне должно определяться исходя из скорости получения энергии хищником в тот момент, когда он покидает пятно («пороговая ценность» пятна). Чарнов назвал этот результат «теорема о пороговой ценности». Предложенные мо-

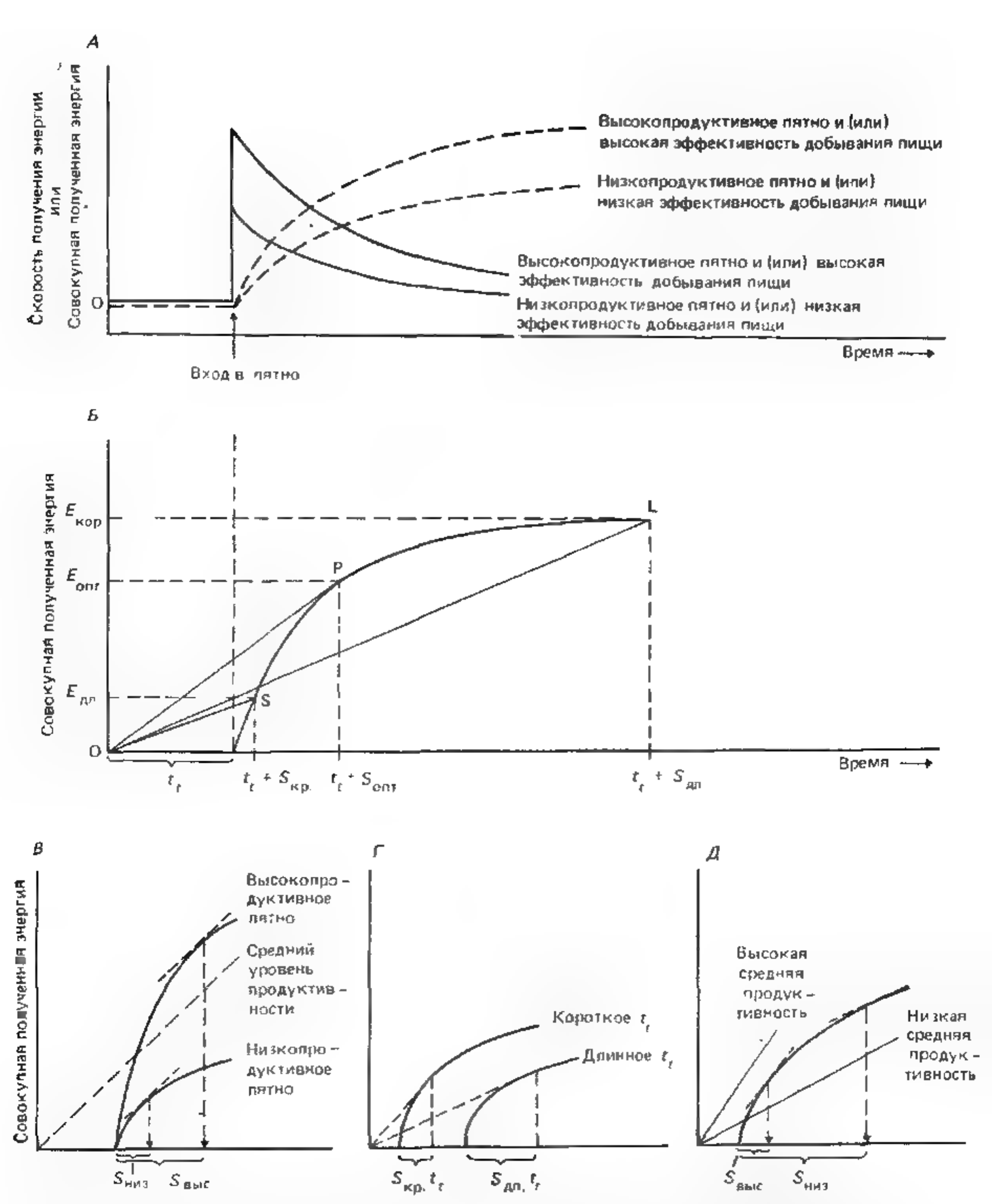


Рис. 9.21. Теорема о пороговой ценности. *А*. Когда хищник попадает в кормовое пятно, скорость получения им энергии вначале высока (особенно в высокопродуктивных пятнах или там, где высока эффективность добывания пищи хищником), но со временем, по мере того как пятно истощается, эта скорость падает. Кривая совокупного получения энергии достигает асимптоты. *Б*. Выбор возможностей для хищника. Сплошная кривая представляет собой совокупную энергию, полученную в пятне средней продуктивности, а t_t — среднее время перемещения от одного пятна к другому. Скорость получения энергии (которая должна быть максимизирована) — это количество полученной энергии, отнесенное к общему времени, т. е. наклон отрезка, проведенного из начала координат до пересечения с кривой. Как кратковременное (наклон $= E_{кр}/(t_t+S_{кр})$, так и длительное [наклон $= E_{дл}(t_t+S_{дл})$] пребывания хищника в кормовом пятне приводят к более низкой скорости получения энергии (мень-

дели были выражены в математической форме, но их наиболее важные особенности графически показаны на рис. 9.21.

Основное положение модели заключается в том, что питающийся оптимально хищник должен в течение периода добывания пищи максимизировать общую скорость получения энергии. При этом хищник будет максимизировать среднюю скорость получения энергии в целом за период питания. На самом деле получаемая энергия поступает неравномерно, потому что пища распределена отдельными пятнами и вследствие этого хищник будет периодически перемещаться от пятна к пятну; во время перемещения он не получает энергию. Но как только он окажется в кормовом пятне, он будет получать энергию в соответствии с зависимостью, изображенной кривыми на рис. 9.21, *А*. Вначале скорость получения энергии высока, но со временем, по мере истощения ресурса, скорость ее постепенно снижается. Конечно, скорость зависит от исходного количества ресурса в пятне (т. е. его продуктивности или выгодности) и от эффективности поведения и мотивации хищника (рис. 9.21, *А*).

Рассматриваемую проблему можно сформулировать следующим образом: в какой момент хищник должен покинуть кормовое пятно? Если бы он покидал все пятна сразу, после того как попадал в них, то большую часть своего времени он тратил бы на перемещения между кормовыми пятнами и общая скорость добывания пищи была бы низкой. Следовательно, оптимальным должно быть некоторое промежуточное значение времени пребывания в пятне. Кроме того, по-видимому, ясно, что оптимальное время пребывания должно быть больше для более выгодных пятен и оно должно зависеть от выгодности среды в целом.

В качестве примера рассмотрим консумента на рис. 9.21, *Б*. Он питается в среде, где пища распределена неравномерно и отдельные кормовые пятна имеют большую пищевую ценность, чем другие. Среднее время перехода от пятна к пятну равно t_t. Этот промежуток, следовательно, является тем временем, через которое консумент может в среднем обнаружить очередное кормовое пятно, после того как он покинул предыдущие. Представим, что консумент на рис. 9.21, *Б,* добрался до некоторого *среднего* для данных условий кормового пятна, и, следовательно, питается в соответстви со средней кривой выедания. Для

ше наклон), чем промежуточная продолжительность ($S_{опт}$), которой соответствует линия, касательная к кривой. Поэтому $S_{опт}$ — это оптимальное время пребывания в пятне, обеспечивающее максимальную скорость получения энергии. Хищник должен покидать *все* пятна при *одной и той же* скорости получения энергии (наклон линии OP). *В.* Малопродуктивные кормовые пятна будут оставлены хищником через более короткое время, чем высокопродуктивные. *Г.* Хищник будет покидать пятна тем быстрее, чем меньше время перехода от одного пятна к другому. *Д.* Хищник будет быстрее покидать пятна при более высоком среднем уровне продуктивности среды, чем при более низком.

того чтобы добывать пищу оптимально, консумент должен максимизировать свою скорость получения энергии не только за период пребывания в кормовом пятне, а за весь период с момента ухода из последнего пятна (т. е. для периода t_t+s, где s — время пребывания в пятне).

Если консумент быстро покинет кормовое пятно, то этот период будет коротким ($t_t+s_{кр.}$ на рис. 9.21, *Б*). Но при этом он соответственно получит мало энергии ($E_{кр.}$). *Скорость* получения энергии (за весь период t_t+s) будет задана наклоном отрезка OS [т. е. $E_{кр.}/(t_t+s_{кр.})$]. Вместе с тем если консумент задержится в пятне надолго ($s_{дл.}$), то он получит гораздо больше энергии ($E_{дл.}$); но в целом скорость получения (наклон отрезка OL) изменится мало. Для того чтобы максимизировать скорость получения энергии за период t_t+s, необходимо добиться максимального значения наклона отрезка, соединяющего точку O с кривой потребления. Это достигается просто проведением касательной к кривой (линия OP на рис. 9.21, *Б*). Провести прямую из точки O еще круче и так, чтобы она пересекала кривую, невозможно, и поэтому время пребывания, полученное с помощью касательной, является оптимальным ($s_{опт}$).

Таким образом, оптимальным решением для консумента на рис. 9.21, *Б* будет уход из данного пятна в тот момент, когда скорость потребления пищи равна (определена с помощью касательной) наклону отрезка OP, т. е. он должен покинуть кормовое пятно в точке P. В действительности Чарнов, Паркер и Стюарт обнаружили, что консумент с оптимальным поведением должен покидать все кормовые пятна независимо от их выгодности при *одной и той* же скорости потребления пищи (т. е. при постоянной «пороговой ценности»). Такая скорость потребления задается наклоном касательной к средней кривой потребления (как на рис. 9.21, *Б*), и, таким образом, эта величина будет максимальной средней скоростью в целом для данных условий.

Рассмотренная модель, следовательно, подтверждает положение о том, что оптимальное время пребывания должно быть больше в более продуктивных пятнах (рис. 9.21, *В*). Кроме того, для наименее продуктивных пятен (где скорость потребления никогда не достигает величины наклона отрезка OP) время пребывания должно равняться нулю. Из модели также следует, что все пятна должны использоваться до такой степени, что конечная скорость потребления в каждом из них будет одинаковой (т. е. «пороговая ценность» каждого пятна будет одной и той же); время пребывания в пятне должно быть более продолжительным в условиях, когда переход от одного пятна к другому занимает больше времени (рис. 9.21, *Г*); время пребывания в кормовом пятне должно быть больше в среде, которая в целом менее продуктивна (рис. 9,21, *Д*).

9.11.2. Экспериментальная проверка теоремы о пороговой ценности

Эксперименты Коуи на большой синице. — Эксперименты Хаббарда и Кука на Venturia.

Существует ряд примеров, которые вселяют уверенность в то, что теорема о пороговой ценности не бесполезна. Коуи (Cowie, 1977), например, экспериментально проверил одно из следствий модели, которое иллюстрирует рис. 9.21, *Г*: консумент должен проводить в кормовом пятне тем большее время, чем продолжительнее переходы из пятна в пятно. В большой вольере, расположенной в помещении, экспериментатор изучал поведение больших синиц: он приучил птиц добывать мелкие кусочки мучных червей, спрятанные в пластиковые чашки с опилками — чашки играли роль «пятен». Во всех случаях все пятна содержали одно и то же число жертв; время перехода меняли, покрывая чашки картонными крышками разной прочности, что требовало разного времени для того, чтобы их вскрыть. Птицы добывали корм поодиночке; Коуи использовал всего шесть синиц, изучая каждую из них при двух условиях. В одном из вариантов опыта время перехода (прочность крышек) было всегда выше, чем в другом.

Для каждой птицы в каждом варианте условий опыта (всего 12) Коуи измерял среднее время перехода и кумулятивную кривую потребления пищи в пятне. Затем на основе теоремы о пороговой ценности он пытался предсказать оптимальное время пребывания в условиях с разным временем перехода и сравнивал эти прогнозы со значениями времени пребывания, наблюдаемыми в опыте. Судя по рис. 9.22, соответствие было довольно близким. Оно стало еще более близким, когда автор учел то обстоятельство, что при переходе из одного пятна в другое птицы теряли энергию.

Прогнозы теоремы о пороговой ценности пытались проверить экспериментально на паразитоидах *Venturia canescens* (сем. Ichneumonidae), которые нападают на мельничную огневку *Ephestia cautella* (Hubbard, Cook, 1978). Особи *Venturia* разыскивали корм на площадке со скоплениями жертв, спрятанных в пластиковые чашки и покрытых пшеничными отрубями; в каждой чашке находилось различное число жертв. Хаббард и Кук провели ряд наблюдений, которые в общих чертах согласуются с теоремой о пороговой ценности; результаты одного из них приведены на рис. 9.23. Как видно из этого рисунка, частота контактов паразитоида с незараженными хозяевами к концу эксперимента (пороговая ценность) в пятнах с различной начальной плотностью хозяев была очень близкой. Напротив, начальная частота контактов, как и ожидалось, в более

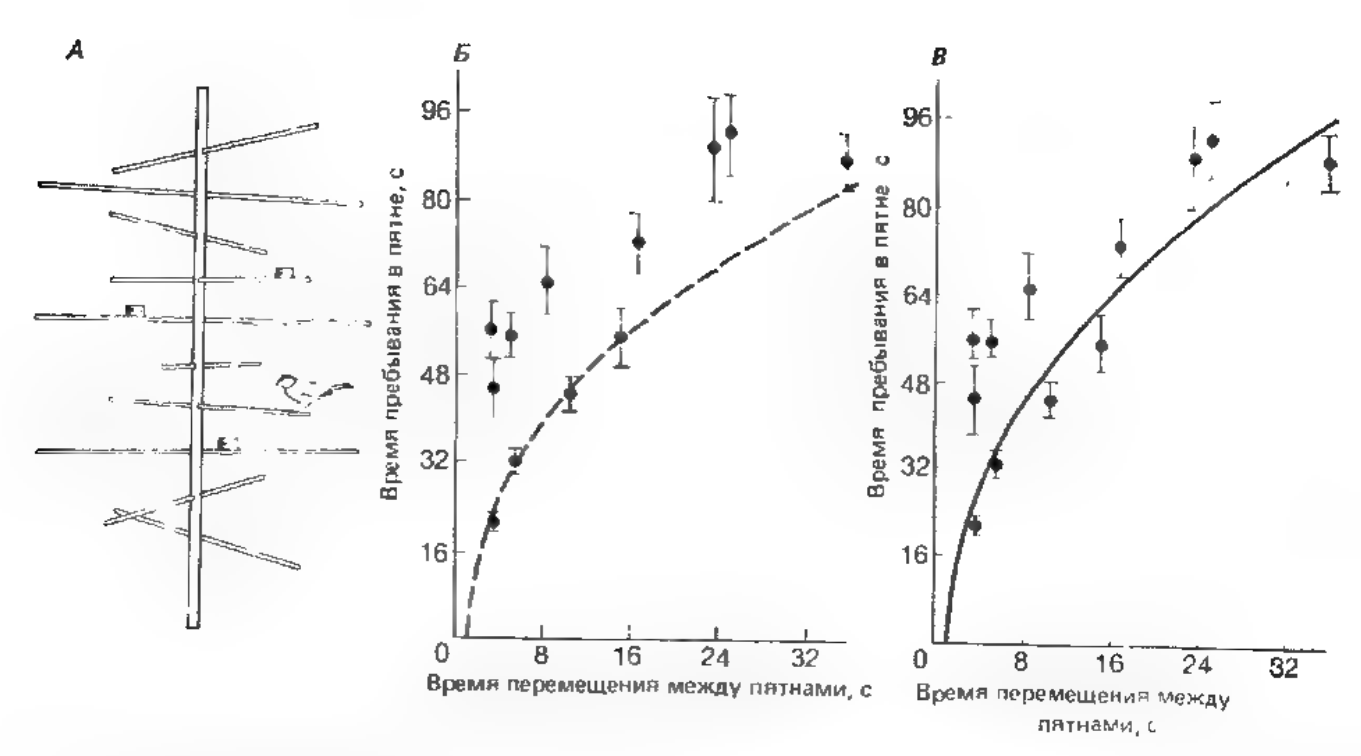


Рис. 9.22. *А*. Экспериментальное «дерево» с тремя кормовыми пятнами для больших синиц. *Б*. Теоретическая зависимость оптимального времени пребывания в пятне от времени перехода между пятнами (штриховая линия) и наблюдавшиеся средние значения (±стандартная ошибка) для шести птиц, каждая из которых испытывалась при двух условиях среды. *В*. Те же экспериментальные данные и теоретическая кривая, при построении которой учтены затраты энергии на перемещения между пятнами. (Из Krebs, 1978, по Cowie, 1977.)

выгодных пятнах была выше. Очевидно, *Venturia* использует скопления хозяев до тех пор, пока они не станут одинаково выгодными.

9.11.3. Механистические объяснения «поведения, связанного с пороговой ценностью»

Механистическая модель Олласона для большой синицы.— Механистическая модель Вааге для Venturia.

Наиболее полные обзоры работ по проверке теоремы о пороговой ценности сделаны Таунсендом и Хьюджесом (Townsend, Huges, 1981), а также Кребсом и Мак-Клири (Krebs, McCleery, 1984). В обзорах содержатся обнадеживающие результаты, но полного соответствия между теорией и экспериментом нет. Основная причина несоответствия заключается в том, что в отличие от создателей моделей животные не всеведущи. Они могут тратить время на изучение и опробование среды обитания и заниматься не только добыванием пищи (например, следить, не приближается ли хищник). И все же их поведение часто очень точно соответствует предполагаемой стратегии. Олласон (Ollason, 1980) разработал механистическую модель для объяснения поведения больших синиц в опытах Коуи, а Вааге

(Waage, 1979) — для пищевого поведения *Venturia*.

В модели Олласона учтена память. Предполагается, что у животного сохраняется «память о предыдущей пище», которую Олласон уподобляет заполненной водой ванне без затычки. Каждый раз, когда животное поедат пищу, память пополняется. Но память также постоянно «утекает». Скорость пополнения зависит от эффективности добывания пищи животным и продуктивности данного кормового участка. Скорость расхода зависит от способности животного к запоминанию и от объема памяти. Например, память быстро утекает в том случае, когда ее объем велик (высокий уровень воды) или невелика способность к запоминанию (высокая, узкая ванна). В модели Олласона предполагается, что животное должно оставаться в кормовом пятне, до тех пор пока память не перестает возрастать, т. е. животное должно покинуть пятно тогда, когда скорость пополнения памяти станет меньше, чем скорость ее убыли.

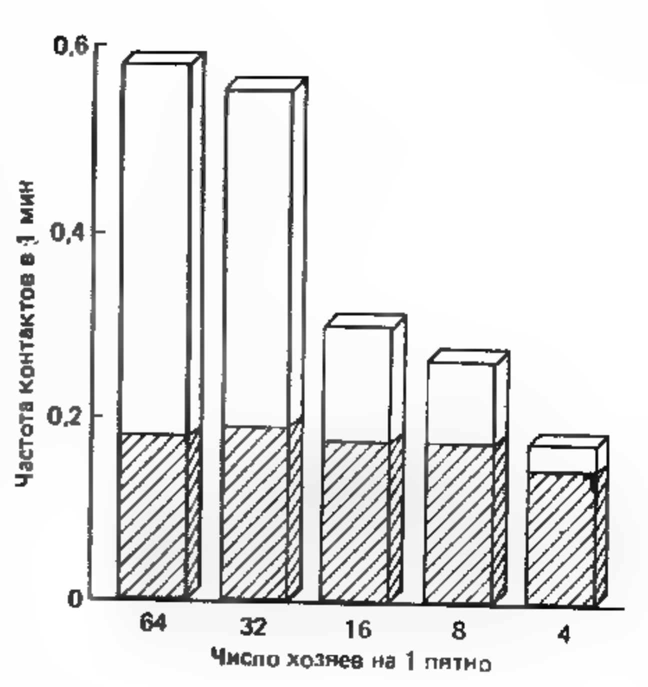


Рис. 9.23. Конечная частота контактов *Venturia canescens* со своими хозяевами в пятнах с различной плотностью хозяев (заштрихованная часть) и начальная частота в тех же пятнах (незаштрихованная часть). (По Hubbard, Cook, 1978.)

Животное, которое добывает пищу в соответствии с моделью Олласона, ведет себя примерно так же, как предсказывает теорема о пороговой ценности. Это показано для синиц из опытов Коуи на рис. 9.24 (Олласон считает, что расхождение можно объяснить с учетом точности экспериментальной методики Коуи). Как подчеркивает сам Олласон, этот пример показывает, что, для того чтобы добывать пищу в неоднородной среде способом, примерно соответствующим оптимальному, животное не обязательно должно быть всеведущим, оно не обязательно должно брать пробы и выполнять расчеты, чтобы найти максимум функции многих переменных. Животное должно лишь запоминать и покидать каждое пятно, если оно не добывает в нем пищу так быстро, как запоминает.

Модель Вааге (Waage, 1979) для *Venturia* в значительной мере опирается на данные автора и наблюдения других исследователей поведения паразитоидов. Личинка-хозяин выделяет при контакте химическое вещество, вызывающее резкий (U-образный) поворот *Venturia* при потере контакта (т. е. когда хищник достигает края пятна). При увеличении концентрации хими-

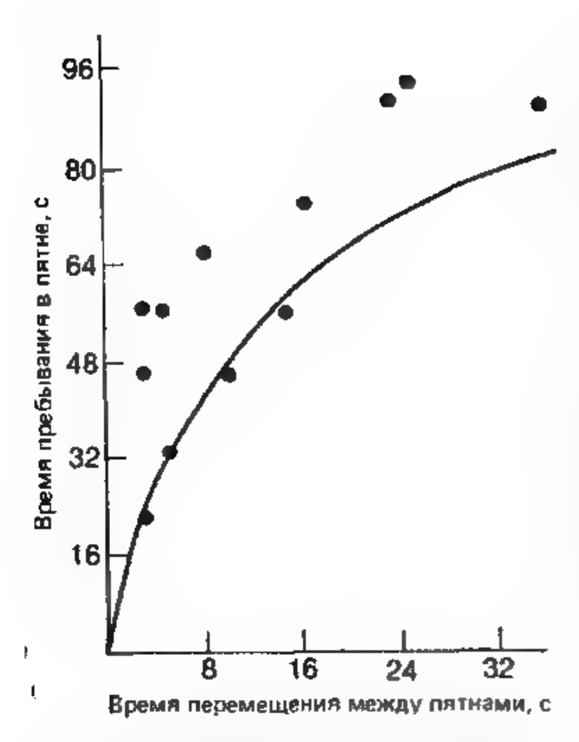


Рис. 9.24. Данные Cowie (1977) по большой синице (см. рис. 9.22) в сравнении с прогнозом механистической модели памяти. (Ollason, 1980.)

ческого вещества (т. е. при увеличении плотности популяции хозяев) этот эффект усиливается. Однако *Venturia* постепенно привыкает к этому веществу и со временем будет покидать пятна (нет U-образного поворота), несмотря на то что контакт потерян. Вместе с тем успешная откладка яиц в пятне на время снимает эффект привыкания. Частая откладка яиц будет, таким образом, удлинять время пребывания в пятне. Кроме того, возможно, что низкая скорость откладывания яиц в течение нескольких дней повысит чувствительность паразитоида к стимулам, связанным с пятном, увеличивая тем самым среднее время пребывания в условиях низкой продуктивности. Вааге считает, что взятые вместе эти поведенческие реакции могут помочь объяснить наблюдаемую картину пищедобывательного поведения паразитоидов.

Таким образом, как для большой синицы, так и для *Venturia* модели оптимального добывания пищи и механистические модели можно считать сходными и дополняющими друг друга при исследовании того, как формируется наблюдаемое пищедобывательное поведение хищника и почему естественный отбор благоприятствовал такому поведению. Кроме того, они позволяют надеяться, что в скором времени нам удастся понять стратегию использования кормовых пятен хищниками.

Глава 10

Динамика популяций хищника и жертвы

10.1. Введение: примеры динамики численности и необходимость их объяснения

В этой главе мы рассмотрим влияние хищничества на динамику популяций хищника и его жертвы; даже ограниченный обзор данных выявляет разнообразный характер динамики, в которых нам хотелось бы разобраться. Существуют бесспорные случаи, когда хищничество оказывает значительное повреждающее воздействие на жертву. Например, божья коровка родолия *(Rodolia cardinalis)* стала известна благодаря тому, что фактически уничтожила австралийского желобчатого червеца (*Icerya purchasi)*, вредителя, представлявшего серьезную угрозу цитрусоводству в Калифорнии в конце восьмидесятых годов прошлого века (De Bach, 1964). Вместе с тем мы располагаем данными, что во многих случаях хищники не оказывают заметного влияния на динамику численности своих жертв. Так, например, для того чтобы контролировать обилие разросшегося утесника обыкновенного (*Ulex europaeus)*, в Новую Зеландию был интродуцирован долгоносик *Apion ulicis,* который стал там одним из наиболее многочисленных насекомых. Но даже несмотря на то, что каждый год жуки поедали до 95% семян утесника, они не повлияли сколько-нибудь заметно на численность этого растения (Miller, 1970).

Немало примеров свидетельствует о том, что численность хищника поддерживается на довольно постоянном уровне, несмотря на колебания численности его жертвы (обыкновенная неясыть и мелкие млекопитающие на рис. 10.1, *А*); однако бывает и так, что численность популяции плотоядных или растительноядных изменяется вслед за изменениями численности жертв, хотя плотность популяции самой жертвы колеблется под влиянием других факторов (личинки киноварной моли и крестовника на рис. 10.1, *Б*). В некоторых ситуациях популяции хищника и жертвы, вероятно, связаны друг с другом через сопряженные колебания своих численностей (рис. 10.1, *В*). И, наконец, существует много примеров, когда численность популяций хищника и жертвы колеблется скорее всего независимо друг от друга.

Ясно, что главная задача экологов состоит в том, чтобы понять закономерности изменений численности популяций в системе хищник — жертва и объяснить различия между типами

динамики. Столь же очевидно и то, что изучая хищника и жертву изолированно, мы имеем ограниченные возможности разобраться в закономерностях колебаний их численности. И хищник, и его жертва существуют как части многовидовых систем, в которых все виды подвержены влиянию условий среды. К этим более сложным проблемам мы вернемся в гл. 15, однако как и всегда в науке при изучении любого сложного процесса целесообразно и поучительно выявить все то, что мы можем узнать, пренебрегая сложностью и сосредоточившись только на взаимодействиях между умозрительно изолированными компонентами — в данном случае, популяциями хищника и жертвы. Итак, в этой главе мы будем иметь дело с последствиями взаимодействий в системе хищник—жертва для динамики исследуемых популяций.

В первую очередь наш подход будет основан на использовании простых моделей, которые помогают выявить эффекты, возникающие благодаря различным компонентам взаимодействий. Затем в каждом случае мы рассмотрим данные полевых наблюдений, чтобы определить, насколько эти данные подтверждают или отвергают выводы, полученные с помощью моделей. На самом деле простые модели приносят наибольшую пользу в тех случаях, когда их предсказания *не* согласуются с полевыми данными — это справедливо до тех пор, пока мы не выявили причину несоответствия. Подтверждение предсказаний модели означает остановку в исследовании; опровержение с последующим объяснением означает движение вперед.

В заключительном разделе главы (10.8) мы перейдем от общего анализа динамики системы хищник—жертва к специальным проблемам, связанным с деятельностью человека, в ходе которой он сам выступает в роли хищника по отношению к выбранной им для использования популяции. Мы рассмотрим проблемы, связанные со сбором урожая, или изъятием животных из природных популяций.

10.2. Основные модели динамики в системах хищник — жертва и растение — растительноядное животное: тенденция к появлению циклических колебаний

Попытки анализа причин, определяющих динамику систем хищник—жертва, привели к появлению двух групп математических моделей. В моделях одной из этих групп, созданных на основе работ Николсона и Бейли (Nicholson, Bailey, 1935) для моделирования взаимодействий между хозяином и паразитоидом с дискретным размножением, применяются конечно-разностные уравнения. Эти модели подвергались сравнительно стро-

гой математической обработке; они рассматриваются в обзорах Хасселя (Hassell, 1978) и Бигона и Мортимера (Begon, Mortimer, 1981). Во второй группе, которую мы также рассмотрим здесь, используются дифференциальные уравнения и делается упор на простые графические модели (вслед за Rosenzweig, MacArthur, 1963).

10.2.1. Модель Лотки—Вольтерры

Уравнения Лотки—Вольтерры для жертвы и для хищника. — При изучении свойств модели полезно провести изоклины. — Модель дает бесконечные, нейтрально устойчивые колебания численности, которые обусловлены присущей популяциям хищник—жертва тенденцией к сопряженным осцилляциям.

Простейшая модель, основанная на дифференциальных уравнениях, названа (как и модель межвидовой конкуренции) по имени ее создателей, исследователей Лотки и Вольтерры (Lotka, 1925; Volterra, 1926). Эта модель крайне упрощена, но она полезна в качестве отправной точки. Модель состоит из двух компонентов: C — численность популяции консумента (=хищник) и N — численность или биомасса популяции жертвы или растений.

Для начала можно предположить, что в отсутствие консументов популяция жертвы будет расти экспоненциально:

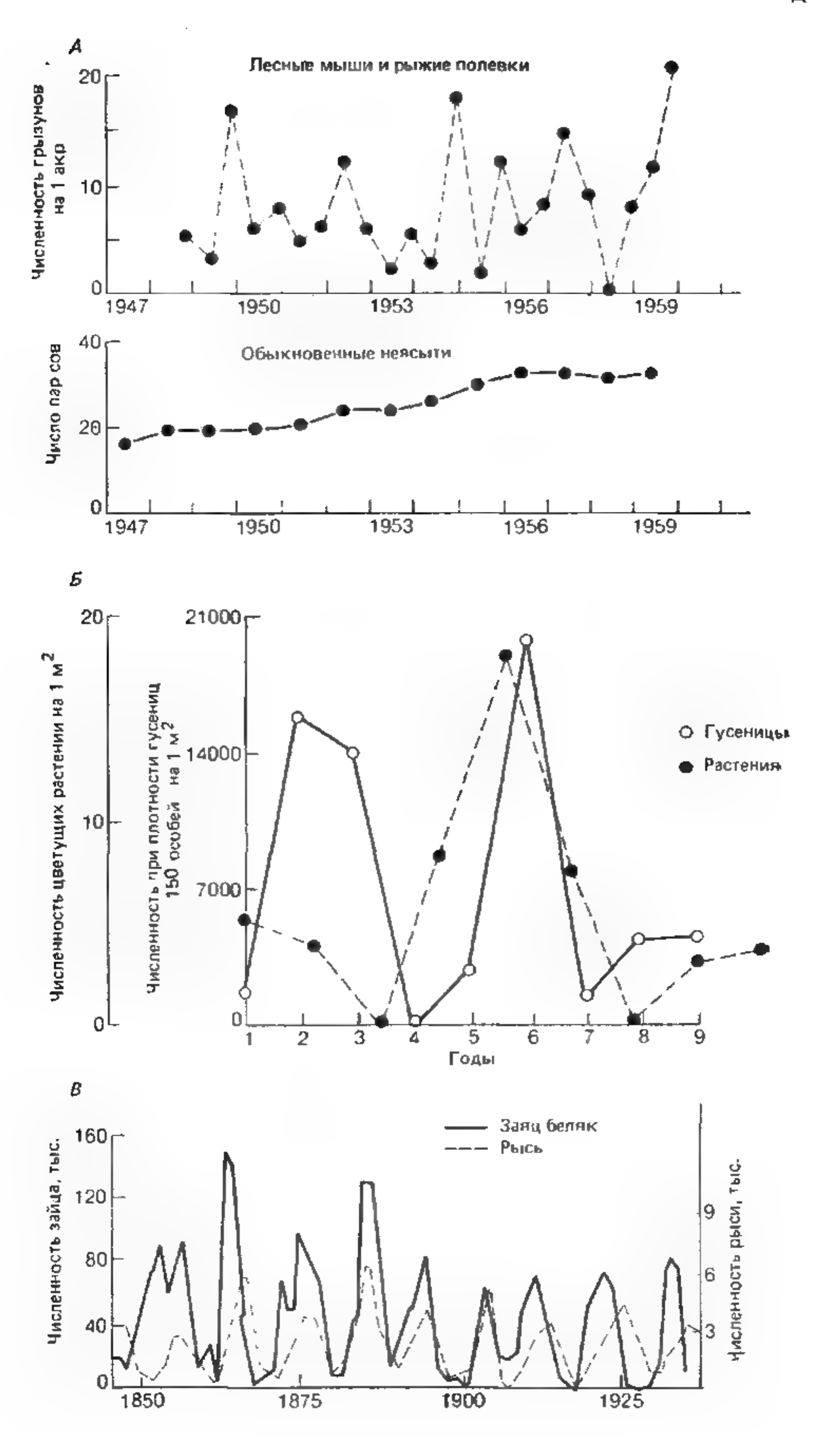
$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N.$$

Но жертвы уничтожаются хищниками со скоростью, которая определяется частотой встреч хищника с жертвой, а частота встреч возрастает по мере увеличения численностей хищника (C) и жертвы (N). Однако точное число встреченных и успешно съеденных жертв будет зависеть от эффективности, с которой хищник находит и ловит жертву, т. е. от a' — «эффективности поиска» или «частоты нападений» (гл. 9). Таким образом, частота «успешных» встреч хищника с жертвой и, следовательно, скорость поедания жертвы будет равна $a' \cdot C \cdot N$ и, в целом:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N - a' \cdot C \cdot N. \qquad (10.1)$$

В отсутствие пищи отдельные особи хищника теряют в весе, голодают и гибнут (гл. 8). Предположим, что в рассматриваемой модели численность популяции хищника в отсутствие пищи вследствие голодания будет уменьшаться экспоненциально:

$$\frac{dC}{dt} = -q \cdot C,$$


А
Лесные мыши и рыжие полевки
Численность грызунов на 1 акр
20
10
0
1947
1950
1953
1956
1959
Обыкновенные неясыти
Число пар сов
40
20
0
1947
1950
1953
1956
1959
Б
Численность цветущих растений на 1 м²
20
10
0
Численность при плотности гусениц 150 особей на 1 м²
21000
14000
7000
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
Годы
Гусеницы
Растения
В
Заяц беляк
Рысь
Численность зайца, тыс.
160
120
80
40
0
1850
1875
1900
1925
Численность рыси, тыс.
9
6
3

где q — смертность. Гибель компенсируется рождением новых особей со скоростью, которая, как полагают в этой модели, зависит только от двух обстоятельств: 1) скорости потребления пищи, $a' \cdot C \cdot N$ и 2) эффективности, f, с которой эта пища переходит в потомство хищника. Таким образом, рождаемость хищника равна $f \cdot a' \cdot C \cdot N$ и, в целом:

$$\frac{dC}{dt} = f \cdot a \cdot C' \cdot N - q \cdot C. \qquad (10.2)$$

Уравнения 10.1 и 10.2 и составляют модель Лотки—Вольтерры.

Свойства этой модели можно исследовать, построив изоклины — линии, соответствующие постоянной численности популяции; с помощью таких изоклин определяют поведение взаимодействующих популяций хищник—жертва. В случае с популяцией жертвы (уравнение 10.1)

при $$\frac{dN}{dt} = 0, \quad r \cdot N = a' \cdot C \cdot N$$

или $$C = \frac{r}{a'}.$$

Таким образом, поскольку r и a' константы, изоклиной для жертвы будет линия, для которой величина C является постоянной (рис. 10.2, *А*).

Точно так же для хищников (уравнение 10.2):

при $$\frac{dC}{dt} = 0, \quad f \cdot a' \cdot C \cdot N = q \cdot C$$

или $$N = \frac{q}{f \cdot a'},$$

т. е. изоклиной для хищника будет линия, вдоль которой N постоянна (рис. 10.2, *Б*).

Поместив обе изоклины на одном рисунке (рис. 10.2, *В*), получим картину взаимодействия популяций: их численность претерпевает неограниченные сопряженные колебания. Когда велико число жертв, численность хищников увеличивается, что

Рис. 10.1. Различные типы динамики численности в системе хищник жертва. *А*. Численность обыкновенной неясыти (*Strix aluco*), несмотря на колебания численности ее жертв — мелких млекопитающих, — поддерживается на постоянном уровне (Southern 1970). *Б*. Численность гусениц киноварной моли *Tyria jacobaeae* в данный год в одном из районов Восточной Англии определяется в основном плотностью цветущих растений крестовника в предшествующем году, но колебания численности растений связаны преимущественно с изменениями условий их прорастания. Численность насекомых ограничена наличием пищи, но численность растений не ограничена растительноядными животными. (Из Crawley, 1983, по Dempster, Lakhani, 1979). *В*. Связь колебаний численности американского зайца-беляка (*Lepus americanus*) и канадской рыси (*Lynx canadensis*) по данным о числе шкур, сданных в Компанию Гудзонова залива (MacLulick, 1937).

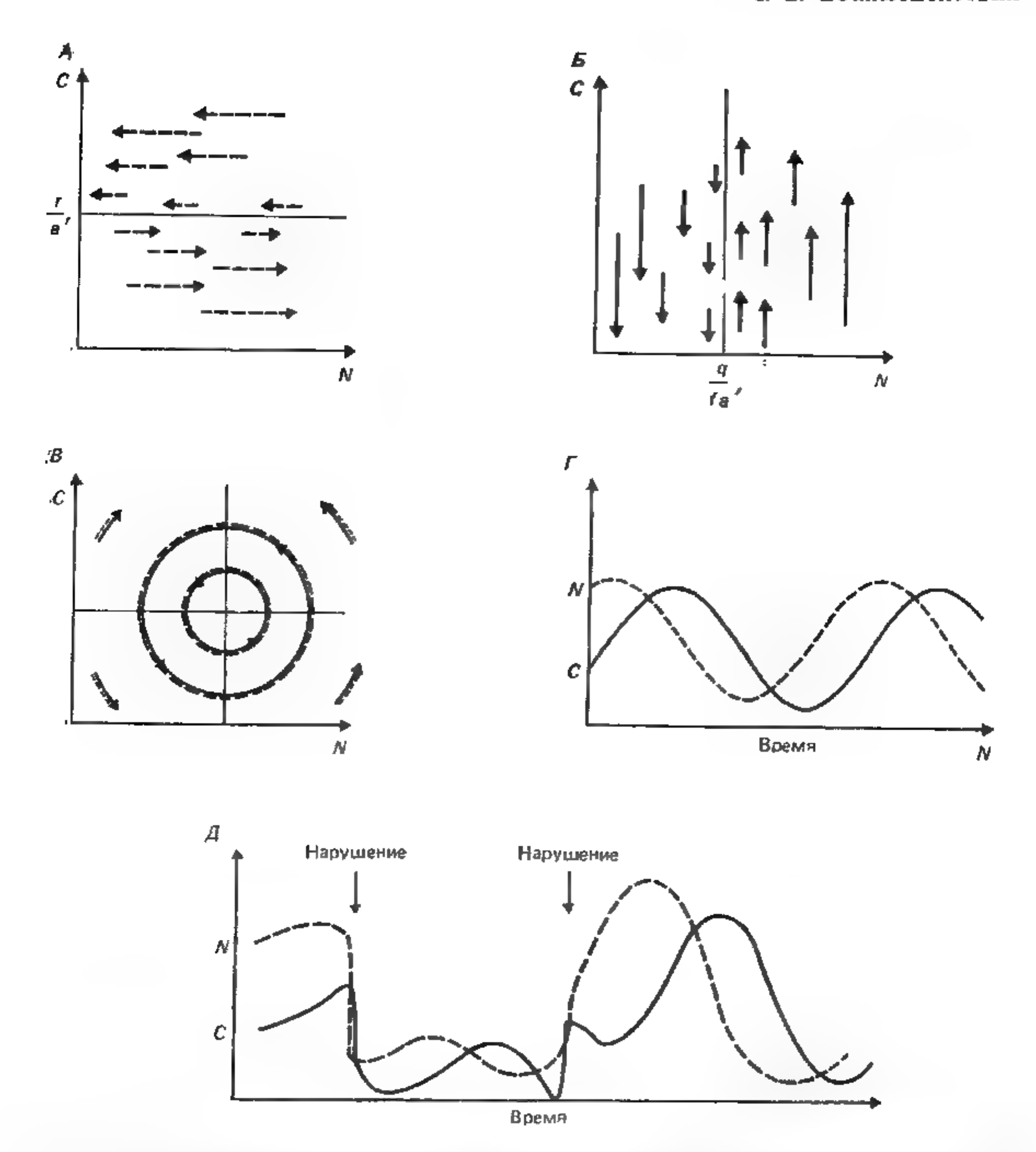


Рис. 10.2. Модель Лотки—Вольтерры для системы хищник—жертва. *А.* Изоклина для популяции жертвы. При низкой плотности хищника (*C*) численность жертвы (*N*) возрастает, а при более высокой — снижается. *Б.* Изоклина для популяции хищника. При высокой плотности жертвы численность популяции хищника растет, а при низкой — снижается. *В.* При объединении изоклин в системе хищник—жертва возникают неограниченные взаимосвязанные колебания численности, подобные тем, которые показаны на рис. *Г.* Однако, как видно на рис. *Д*, для этих колебаний характерна нейтральная стабильность: в отсутствие нарушений они продолжаются неограниченно долго, но после каждого нарушения, приводящего к новому уровню численности, начинается новая серия нейтрально стабильных циклов.

приводит к повышению пресса хищников на популяцию жертвы и тем самым к снижению ее численности. Это снижение в свою очередь ведет к ограничению хищников в пище и падению их численности, которое вызывает ослабление пресса хищников и

увеличение численности жертвы, что снова приводит к росту популяции хищника и т. д. (рис. 10.2, *Г*).

Картину, полученную на модели, не следует, однако, воспринимать слишком серьезно. Для нее характерна «нейтральная стабильность», которая означает, что популяции неограниченно долго совершают один и тот же цикл колебаний до тех пор, пока какое-либо внешнее воздействие не изменит их численность, после чего популяции совершают новые циклы неограниченных колебаний (рис. 10.2, *Д*). На самом деле среда, конечно, постоянно меняется и численность популяций будет постоянно «смещаться на новый уровень». Следовательно, популяция, которая ведет себя в соответствии с моделью Лотки—Вольтерры, будет испытывать неустойчивые колебания. Как только популяция вступит в очередной цикл, она будет переведена в новый режим. Чтобы циклы колебаний, которые совершает популяция, были регулярными и распознаваемыми, они должны быть стабильными: если внешнее воздействие изменяет уровень численности популяций, то они должны *стремиться вернуться к первоначальному циклу*. Такие циклы, в отличие от нейтрально устойчивых колебаний в модели Лотки—Вольтерры, принято называть *устойчивыми предельными циклами*.

Модель Лотки—Вольтерры тем не менее полезна в том отношении, что позволяет показать основную тенденцию в отношениях хищник—жертва, которая выражается в возникновении колебаний численности в популяции жертвы, сопровождающихся колебаниями численности в популяции хищника (т. е. в возникновении сопряженных колебаний). Основным механизмом таких колебаний является запаздывание по времени, свойственное последовательности состояния от высокой численности жертв к высокой численности хищников, затем к низкой численности жертв и низкой численности хищников, к высокой численности жертв и т. д. (табл. 10.1).

10.2.2. Логистическое уравнение с запаздыванием по времени

Логистическое уравнение с запаздыванием по времени можно применить при изучении взаимодействий хищник — жертва. — Устойчивые предельные циклы в соответствии с логистическим уравнением.

Существование запаздывания по времени дает возможность применить другой способ моделирования простой системы отношений хищник—жертва. Этот способ основан на логистическом уравнении (разд. 6.9):

$$\frac{dC}{dt} = r \cdot C\left(\frac{K - C}{K}\right).$$

Таблица 10.1. Принципиальное сходство динамики численности, полученной на модели Лотки—Вольтерры (и вообще на моделях типа хищник—жертва), с одной стороны, и на логистической модели с запаздыванием по времени — с другой. В обоих случаях существует четырехфазный цикл с максимумами (и минимумами) численности хищника, следующими за максимумами (и минимумами) численности жертвы

Модель Лотки — Вольтерры и вообще модели типа хищник — жертва			Логистическая модель с запаздыванием по времени			
время	численность хищника	численность жертвы	время	численность хищника	удельная скорость роста популяции хищника	$K—C_{\text{now-lag}}$
0		Высокая	0	Высокая		
1	Высокая		Lag×1		Низкая	Низкая
2		Низкая	Lag×2	Низкая		
3	Низкая		Lag×3		Высокая	Высокая
4		Высокая	Lag×4	Высокая		
5	Высокая		Lag×5		Низкая	Низкая

Скорость роста популяции хищника в этом уравнении зависит от начальной численности (C) и удельной скорости роста, $r\cdot(K—C)/K$, где K — предельная плотность насыщения популяции хищника. Относительная скорость в свою очередь зависит от степени недоиспользования среды $(K—C)$, которую в случае с популяцией хищника можно рассматривать как степень превышения потребностей хищника доступностью жертвы. Однако доступность жертвы и, следовательно, относительная скорость роста популяции хищника часто отражают плотность популяции хищника в некоторый *предшествующий* период времени (разд. 6.8.4). Другими словами, в реакции популяции хищника на собственную плотность может существовать запаздывание по времени:

$$\frac{dC}{dt} = r\cdot C_{\text{now}}\left(\frac{K - C_{\text{now-lag}}}{K}\right).$$

Если это запаздывание невелико или хищник размножается слишком медленно (т. е. величина r мала), то динамика такой популяции не будет заметно отличаться от описываемой простым логистическим уравнением (см. May, 1981a). Но при умеренных или высоких значениях времени запаздывания и скорости размножения популяция совершает колебания с устойчивыми предельными циклами. Кроме того, если эти устойчивые предельные циклы возникают согласно логистическому уравнению с запаздыванием во времени, то их продолжительность (или «период») примерно в четыре раза превышает продолжи-

тельность времени запаздывания (May, 1981a). Принципиальное сходство логистической модели с запаздыванием во времени и модели Лотки—Вольтерры типа хищник—жертва можно видеть в табл. 10.1.

10.2.3. Зависимость от плотности с запаздыванием

Регулирующие воздействия хищников часто трудно продемонстрировать.

Для того чтобы охарактеризовать запаздывающее по времени регулирующее влияние, которое хищник оказывает на тесно связанную с ним популяцию жертвы, Варли (Varley, 1947) ввел понятие «зависимость от плотности с запаздыванием». Однако по сравнению с другими регулирующими эффектами этот эффект продемонстрировать довольно трудно.

На рис. 10.3, *А* (Hassell, 1985) приведены взаимосвязанные колебания, полученные на конкретной модели типа хищник—жертва (точнее паразитоид—хозяин). Эта модель популяции более устойчива по сравнению с моделями, рассмотренными в предыдущих разделах. Устойчивость выражается в том, что колебания являются затухающими, но более подробные сведения, касающиеся модели, нас интересовать не будут. Важно то, что численность популяции жертвы, с запаздыванием зависящая от плотности, регулируется хищником. Однако, если мы нанесем на график значения k, смертности, вызванной хищником за время генерации, в зависимости от логарифма плотности жертв (рис. 10.3, *Б*), то четкой связи не получим, несмотря на то, что воспользовались общепринятым способом представления зависимости от плотности (гл. 6). Но если те же самые точки мы соединим последовательно от поколения к поколению (рис. 10.3, *В*), то увидим, что они ложатся на спираль, закрученную против часовой стрелки. Эта спиралевидная связь и характеризует зависимость от плотности с запаздыванием; из-за того, что колебания затухающие, спираль закручена внутрь.

В модели популяции, приведенной на рис. 10.3, не учтена изменчивость условий окружающей среды; в ней не учтены зависимые от плотности воздействия других хищников; в ней также не учтены неточности, связанные с ошибками при сборе проб. И тем не менее даже в этом случае для того, чтобы показать регуляторное воздействие зависимого от плотности запаздывания, потребовалось последовательное соединение точек. Поэтому не удивительно, что при выявлении роли хищников в регуляции численности природных популяций возникли трудности (Dempster, 1983; Hassell, 1985); эти трудности становились еще более значительными, если не удавалось проследить за одной и той же популяцией в течение продолжительного

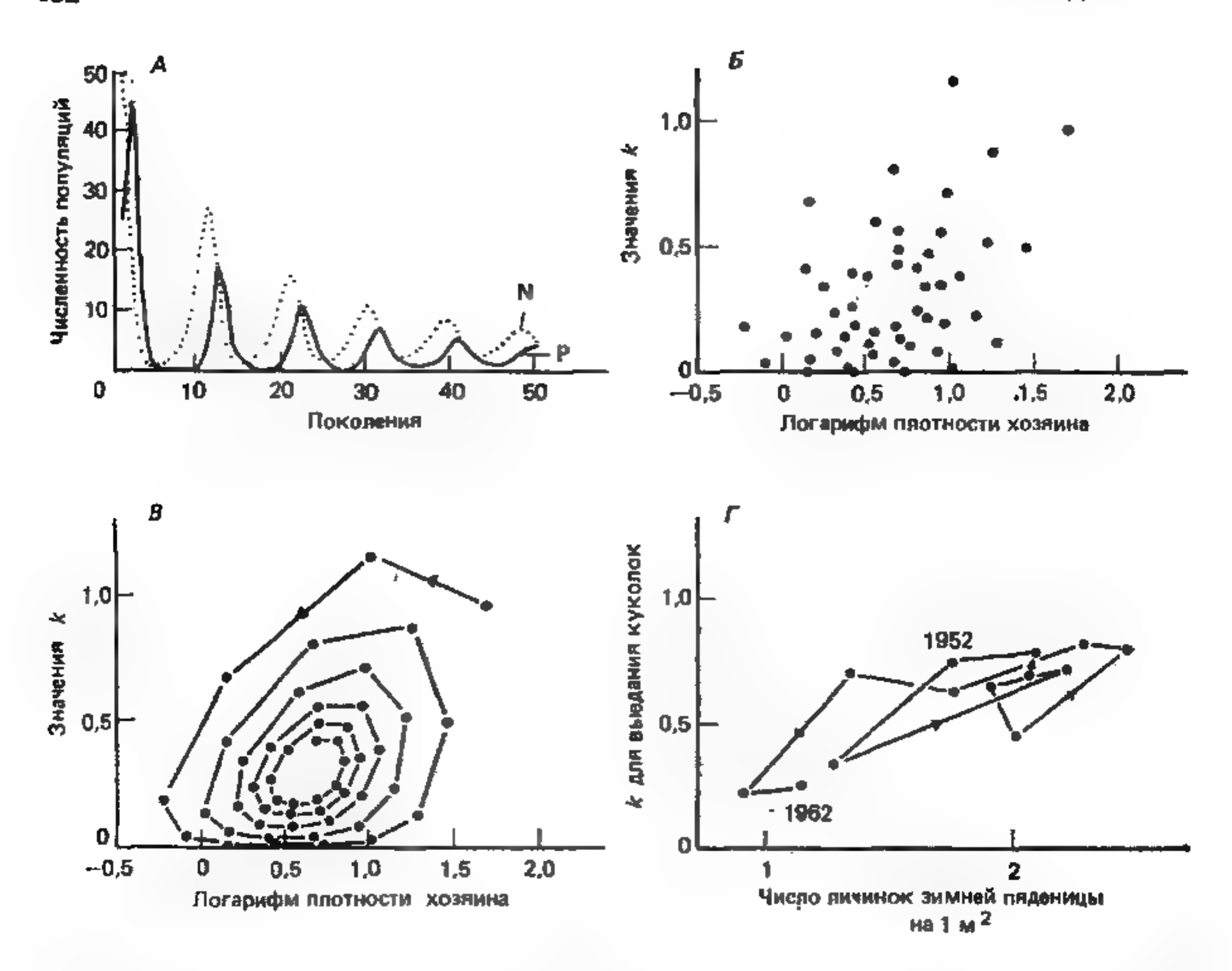


Рис. 10.3. Зависимость от плотности с запаздыванием. *А*. Модель взаимодействия паразитоид—хозяин, исследованная на протяжении 50 поколений (Hassell, 1985): несмотря на колебания численности, паразитоид оказывает ингибирующее влияние на популяцию хозяина. *Б*. Значения *k* для смертности поколений в зависимости от логарифма плотности хозяина, полученные на той же модели: отчетливой, зависимой от плотности связи не обнаружено. *В*. Точки с рис. *Б* соединены последовательно от поколения к поколению; соединяющая их линия закручена по спирали против часовой стрелки (Hassell, 1985). *Г*. Данные полевых наблюдений: значения *k* для выедания (в основном жуками) куколок зимней пяденицы (*Operophtera brumata*) в зависимости от логарифма плотности. Несмотря на выраженные запаздывания (спиральная закрученность против часовой стрелки), ясно прослеживается зависимость от плотности (Varley et al., 1973).

времени (что позволило бы последовательно соединить отдельные точки). В некоторых случаях колебания численности затухают достаточно быстро для того, чтобы проявилась положительная зависимая от плотности связь, несмотря на тенденцию к спиралевидной траектории (как, например, на рис. 10.3, *Г*). Но мы безусловно должны представлять возможность недооценки регуляторных воздействий хищников хотя бы потому, что свойственные системе запаздывания по времени и изменчивость условий окружающей среды в сочетании друг с другом усложняют картину зависимых от плотности взаимоотношений.

10.2.4. Циклические колебания в системе хищник — жертва — существуют ли они?

Несмотря на тенденцию к возникновению циклических колебаний хищник—жертва, их не всегда можно обнаружить и не всегда следует «ожидать». — Сложные природные циклы «растение—заяц—рысь—воротничковый рябчик или американская дикуша» подтверждают предсказания логистической модели с задержкой по времени как части более сложной модели.

Присущее взаимодействие типа хищник—жертва свойство порождать взаимосвязанные колебания численности вызывало иногда в прошлом «надежды» на то, что такие же колебания будут обнаружены в реальных популяциях. Эти надежды, однако, следует сразу же умерить по двум соображениям. Во-первых, существует много важных аспектов экологии хищника и жертвы, которые в разработанных моделях пока не учтены; однако, как мы увидим в следующих разделах, эти аспекты могут существенно изменить любые прогнозы. Во-вторых, даже если в популяции наблюдаются регулярные колебания численности, то это совсем *не обязательно* служит подтверждением модели Лотки—Вольтерры, логистической модели с запаздыванием или любой другой простой модели. Если численность популяции растительноядного животного колеблется, то это может отражать ее взаимодействия с пищевыми объектами *или* с хищниками. И если численность популяции жертвы циклически меняется в силу присущих ей свойств, то численность хищников может повторять эти циклы, даже если само взаимодействие хищник—жертва их не вызывает. Таким образом, взаимодействия типа хищник—жертва *могут* порождать регулярные колебания численности обеих взаимодействующих популяций и могут усиливать такие колебания, если они существуют вследствие других причин; но выявление причины регулярных циклических колебаний в естественных условиях представляет собой, как правило, трудную задачу (см. разд. 15.4).

В некоторых случаях можно получить взаимосвязанные колебания численности в лабораторной системе хищник—жертва. Один из таких случаев показан на рис. 10.4 для системы паразитоид—хозяин, состоящей из фасолевого долгоносика, *Callosobruchus chinensis* и паразитоида *Heterospilus prosopidis* (наездник из сем. Braconidae) (Utida, 1957). Еще более типичный пример обсуждался в разд. 9.9 (рис. 9.18): хищные клещи в опытах Хаффейкера и их жертвы могли поддерживать взаимосвязанные колебания численности только в неоднородной среде. В однородных условиях, которые рассматриваются в простых моделях, обе популяции клещей быстро вымирают. Из этого следует, что даже в контролируемых лабораторных условиях необходимо учитывать многие стороны экологии хищника и



Рис. 10.4. Взаимосвязанные колебания численности в лабораторной системе хищник—жертва: *Callosobruchus chinensis* и паразитоид из браконид *Heterospilus prosopidis.* (По Utida, 1957.)

жертвы, для того чтобы понять механизм колебаний их численности.

Существует ряд примеров, полученных на природных популяциях, в которых можно обнаружить регулярные колебания численности хищников и жертв. Они обсуждаются в разд. 15.4; здесь нам будет полезен всего один пример (см. Keith, 1983). Колебания численности популяций зайца обсуждаются экологами, начиная с двадцатых годов нашего века, а охотники обнаружили их еще за 100 лет до того. Так например, американский заяц-беляк (*Lepus americanus)* в бореальных лесах Северной Америки имеет «10-летний цикл численности» (хотя на самом деле его продолжительность варьирует от 8 до 11 лет; рис. 10.1, *B*). Заяц-беляк преобладает среди растительноядных животных этого района; он питается кончиками побегов многочисленных кустарников и небольших деревьев. Колебаниям его численности соответствуют колебания численности ряда хищников, в том числе рыси (*Lynx canadensis*). 10-летние циклы численности характерны также и для некоторых других растительноядных животных, а именно для воротничкового рябчика и американской дикуши. В популяциях зайца нередко происходят 10—30-кратные изменения численности, а при благоприятных условиях могут наблюдаться и 100-кратные изменения. Эти колебания производят особенно большое впечатление, когда происходят практически одновременно на огромной территории от Аляски до Ньюфаундленда.

Снижение численности зайца-беляка сопровождается низкой рождаемостью, низкой выживаемостью молоди, потерей веса и низкой скоростью роста; все эти явления можно воспроизвести в эксперименте, ухудшая условия питания. Кроме того, прямые наблюдения действительно подтверждают снижение доступно-

сти корма в периоды максимальной численности зайца. Хотя, быть может, более важно то, что на сильное объедание растения отвечают образованием побегов с высоким содержанием ядовитых веществ, что делает их несъедобными для зайцев. И особенно важно то, что растения остаются защищенными таким способом в течение 2—3 лет после сильного обгрызания. Это приводит к задержке между началом снижений численности зайца и восстановлением его кормовых запасов, равной примерно 2,5 года. Два с половиной года — и есть то самое запаздывание во времени, составляющее четверть продолжительности одного цикла, что в точности соответствует предсказаниям на простых моделях. Итак, существует, по-видимому, между популяцией зайца и популяциями растений взаимодействие, снижающее численность зайцев и происходящее с запаздыванием по времени, что и обусловливает циклические колебания.

Хищники же, скорее всего, *следуют* за колебаниями численности зайца, а не вызывают их. Все же колебания, вероятно, выражены более отчетливо благодаря высокому отношению числа хищников к числу жертв в период снижения численности зайца, а также благодаря их низкому отношению в период, следующий за минимумом численности зайцев, когда они, опережая хищника, восстанавливают свою численность (рис. 10.5). Кроме того, при высоком отношении численности рыси к численности зайца хищник поедает большое количество боровой дичи, а при низком отношении — небольшое. Это, по-видимому, служит причиной возникновения колебаний численности у этих второстепенных растительноядных животных (рис. 10.5). Таким образом, взаимодействие зайцы—растения вызывает колебания численности зайца, хищники повторяют колебания их численности, а циклы численности у растительноядных птиц вызваны изменениями пресса хищников. Очевидно, что простые модели полезны для понимания механизмов колебаний численности в природных условиях, но эти модели объясняют возникновение этих колебаний далеко не полностью.

10.3. Эффекты самоограничения

Циклические колебания численности в лаборатории.

Чтобы получить более глубокое представление о циклических или любых других колебаниях численности в системах хищник—жертва или растение—растительноядное животное, необходимо выйти за пределы простых моделей. Следует принимать во внимание и другие компоненты взаимодействия и изучать их влияние. Прежде всего, большинство взаимодействий типа хищник—жертва подвержены влиянию *само*ограничения

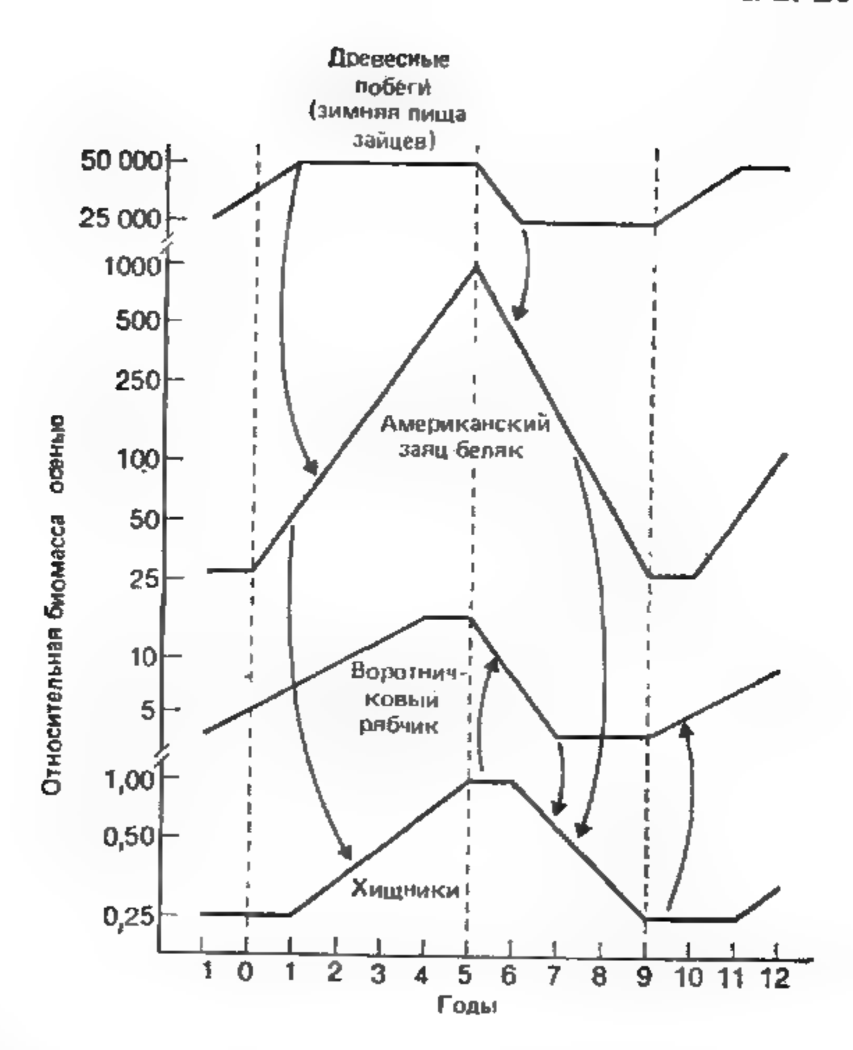


Рис. 10.5. Колебания относительных величин биомассы основных компонентов «10-летнего природного цикла» в провинции Альберта, Канада. Стрелками показаны главные причинные связи. (С изменениями из Keith, 1983.)

в одной или обеих популяциях, т. е. влиянию внутривидовой конкуренции или взаимной интерференции. Влияние этих процессов можно исследовать, учитывая их при построении изоклин в модели Лотки—Вольтерры. Вначале мы рассмотрим популяцию хищника.

10.3.1. Самоограничение в модели

Изоклина для популяции хищника с самоограничением. — Изоклина для популяции жертвы с самоограничением. — Самоограничение обладает стабилизирующим эффектом, но это особенно заметно в отношении малоэффективных хищников, которые слабо влияют на численность жертвы.

Вертикальная изоклина для хищника в модели Лотки—Вольтерры означает, что для поддержания *любого* количества хищников достаточно только постоянной численности жертвы ($q/f \cdot a'$) (рис. 10.6, кривая А). Эту гипотезу сразу же можно усовершенствовать, предположив, что для поддержания более

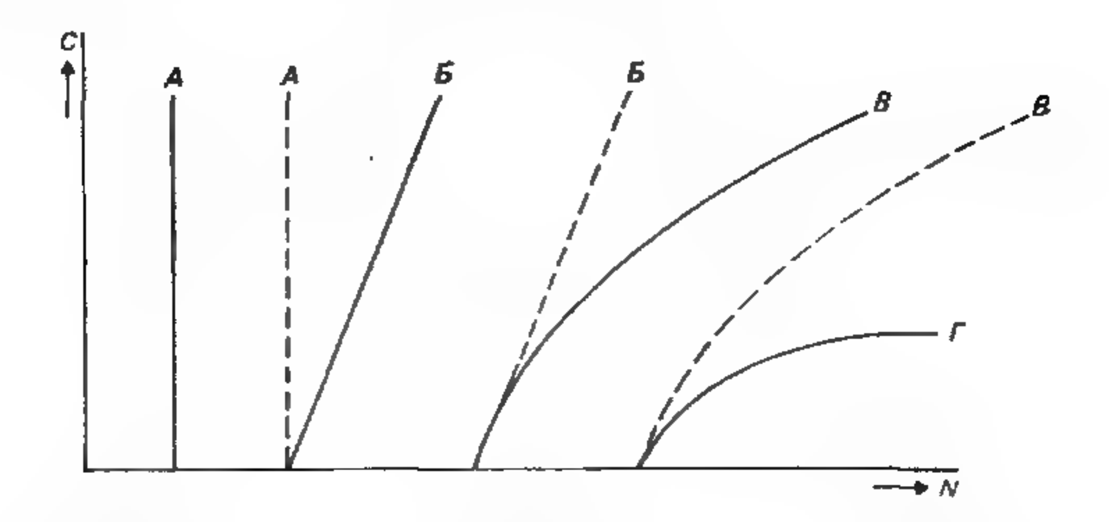


Рис. 10.6. Кривыми от *А* до *Г* показаны изоклины возрастающей сложности для хищника. *А* — изоклина по модели Лотки—Вольтерры. *Б* — для большего числа хищников требуется больше жертв. *В* — взаимная интерференция между хищниками ведет к прогрессирующему снижению скорости потребления пищи. *Г* — хищники ограничены не количеством пищи, а другим фактором.

многочисленной популяции хищника требуется большее число жертв (рис. 10.6, кривая *Б*). Кроме того, вполне вероятно, что при некотором значении плотности взаимная интерференция приведет к снижению скорости потребления пищи каждой особью (см. гл. 9). Это в свою очередь повысит число жертв, необходимых для поддержания данного числа хищников. Таким образом, по мере увеличения плотности популяции хищника будет также возрастать взаимная интерференция и потребность в дополнительном числе жертв (рис. 10.6, кривая *В*). Наконец, не исключено, что при высокой плотности, даже если пища имеется в избытке, в большинстве случаев популяция хищника будет ограничена доступностью какого-нибудь другого ресурса: возможно, доступностью гнездовых участков или убежищ. Этим будет обусловлен верхний предел плотности популяции хищника, не зависящий от плотности жертвы (рис. 10.6, кривая *Г*).

В общем случае можно, по-видимому, считать, что для хищников чаще всего будет подходить изоклина, имеющая вид кривой *Г* на рис. 10.6. Напомним, что изоклина — это линия, вдоль которой численность популяции хищников ни увеличивается, ни уменьшается. При сочетаниях численности хищника и жертвы, расположенных выше и левее изоклины, численность популяции хищника снижается, а при сочетаниях, расположенных ниже и правее — растет. Для разных хищников положение изоклины в системе координат будет существенно различаться, будут различаться и значения плотности, при которых проявляются отдельные эффекты.

Метод, позволяющий учитывать внутривидовую конкуренцию при построении изоклин, подробно описан в приложении 10.1.

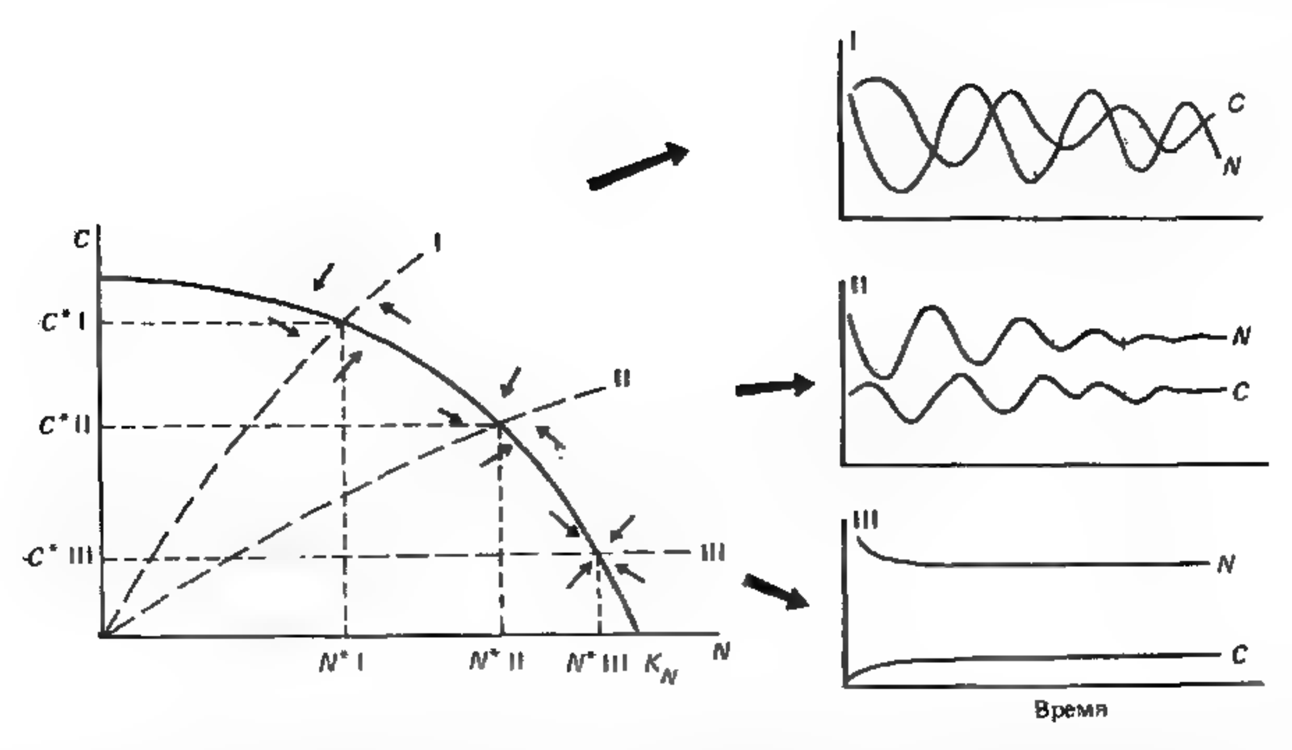


Рис. 10.7. Изоклина популяции жертвы с самоограничением, объединенная с изоклинами популяции хищника при возрастающем уровне самоограничения: I, II и III. C^* — равновесная численность хищников, а N^* — равновесная численность жертвы. Сочетание I является наименее устойчивым (колебания наиболее выражены), при этом наблюдается самая высокая численность хищника и самая низкая численность жертвы: хищник сравнительно эффективно контролирует популяцию жертвы. Меньшая эффективность хищничества (II) ведет к снижению численности хищника, повышению численности жертвы и менее выраженным колебаниям. Сильное самоограничение хищников (III) может вовсе исключить колебания численности, при этом C^* мало, а N^* близко к K_N.

Окончательный результат, показанный на рис. 10.7, можно, однако, понять не вникая в детали этого метода. При низкой плотности популяции жертвы внутривидовая конкуренция отсутствует и изоклина для жертвы выглядит так же, как в модели Лотки—Вольтерры. Но по мере того как плотность популяции и внутривидовая конкуренция увеличиваются, изоклина все больше опускается, пока при значении предельной плотности насыщения (K_N) не пересечется с горизонтальной осью; другими словами, при плотности, равной K_N, популяция жертвы даже в отсутствие хищников может только лишь поддерживать свою численность.

Возможные эффекты самоограничения в обеих взаимодействующих популяциях можно получить, если включить изоклины с рис. 10.6 в рис. 10.7. В большинстве случаев колебания численности все еще заметны, но их уже нельзя отнести к нейтральным устойчивым колебаниям. Теперь они имеют вид либо устойчивых предельных циклов, либо настолько затухают, что приближаются к положению устойчивого равновесия. Следовательно, для взаимодействия типа хищник—жертва, в которых одна из двух или обе популяции испытывают существенное самоограничение, вероятнее всего будет характерна относительно устойчи-

вая динамика численности, т. е. такая, в которой колебания сравнительно невелики.

В том случае, когда хищник добывает пищу неэффективно, т е. когда для поддержания небольшой популяции необходимо много жертв (кривая *II* на рис. 10.7), колебания быстро затухают, но равновесная численность жертв (N^*) ненамного меньше, чем равновесная численность в отсутствие хищников (K_N). Напротив, когда эффективность охоты хищника выше (кривая *I*), N^* ниже, а равновесная плотность хищников, C^*, выше, но при этом взаимодействие менее устойчиво (колебания выражены сильнее). Кроме того, если популяция хищника испытывает очень сильное самоограничение, что может быть следствием взаимной интерференции, то устойчивость относительно высока и численность может вовсе не меняться (кривая *III*); только C^* будет низкой, а N^* окажется не намного ниже, чем K_N. Следовательно, для взаимодействий с самоограничением должно, очевидно, существовать резкое различие между устойчивой картиной динамики численности, когда плотность хищника низка, а численность популяции жертвы зависит от нее слабо, и менее устойчивой картиной при более высокой плотности хищника, когда численность популяции жертвы изменяется более резко.

10.3.2. Примеры самоограничения

Стабилизирующие эффекты самоограничения подтверждаются на примере арктических сусликов. — *Подтверждает это и взаимодействие «куропатки—вереск».*

Примеры, подтверждающие, что во взаимодействиях типа хищник—жертва самоограничение оказывает стабилизирующее воздействие, безусловно существуют. Так, в Арктике широко распространены две группы растительноядных грызунов: полевки (лемминги и собственно полевки) и арктические суслики. Полевки известны благодаря драматичным циклическим колебаниям численности (см. разд. 15.4.1), а численность популяций арктических сусликов из года в год остается удивительно постоянной. Существенным моментом в данном случае является то, что арктические суслики, вследствие своего агрессивного территориального поведения, направленного на защиту используемых для размножения и спячки нор, испытывают сильное самоограничение. Именно с этим исследователи уверенно связывают устойчивость их численности (Batzil, 1983).

Примером, в котором можно найти более конкретное подтверждение зависимости, приведенной на рис. 10.7, может служить работа по шотландской куропатке (*Lagopus lagopus sco-*

ticus), питающейся вереском (*Calluna vulgaris*) на пустошах Шотландии (Watson, Moss, 1972; см. также Caughley, Lawton, 1981). Вереск составляет по меньшей мере 90% пищи куропаток в течение большей части года и является преобладающим (а иногда фактически единственным) высшим растением в местах их обитания. Куропатки — ярко выраженные территориальные птицы, и численность их популяции весной в период размножения определяется числом индивидуальных участков, занятых самцами в предыдущую осень. «Лишние» птицы вытесняются с поросшей вереском территории и зимой погибают. Численность некоторых популяций куропатки весьма постоянна, хотя в других случаях она может изменяться в три раза (Jenkins et al., 1967); но в соответствии с рис. 10.7 (кривые *II* и *III*) в местах их обитания на большом количестве вереска кормится относительно немного куропаток. На самом деле куропатки съедают только около 2% общей годовой продукции вереска. Конечно, птицы могли бы потреблять большее количество вереска, но, по-видимому, на них сказывается влияние взаимной интерференции.

10.4. Неоднородность, агрегация и частичные убежища

Наличие частичных убежищ ведет к тому, что изоклины жертвы становятся вертикальными при ее низкой плотности. — А это приводит к низкой стабильной численности жертвы, когда хищник эффективен в поисках жертвы. — Неоднородность среды, следовательно, оказывает стабилизирующий эффект, как это было показано ранее.

Наиболее существенные ограничения в обсуждавшихся до сих пор моделях были, вероятно, связаны с допущением об однородности — однородности в среде и однородности самих организмов. Теперь мы перейдем к рассмотрению моделей, в которых это допущение соблюдается менее строго.

Мы можем это сделать в рамках модели Лотки—Вольтерры с учетом того, что различные типы неоднородности обусловливают непропорционально пониженную скорость добывания пищи хищником при низких значениях плотности жертв. Это, в частности, имеет место при пятнистом размещении жертвы, на которое хищники отвечают также образованием агрегации, а некоторым жертвам в результате этого удается получить «частичное убежище» (разд. 9.9). Кроме того, это можно наблюдать в случаях, когда жертвы имеют настоящие убежища, в которых часть из них спасается от хищников. В такой ситуации при низкой плотности жертвы скорость добывания пищи хищ-

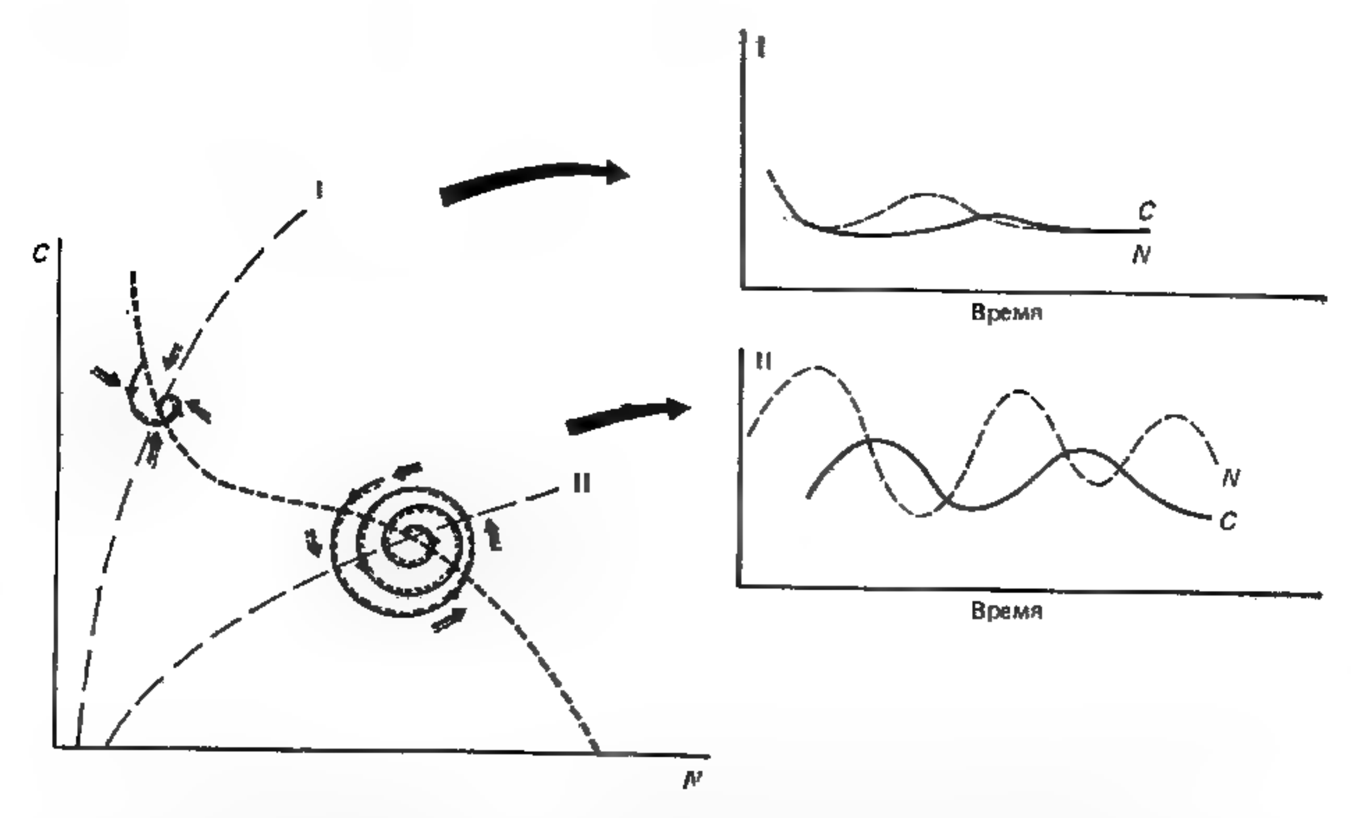


Рис. 10.8. Изоклина жертвы, соответствующая ситуации, в которой скорость выедания при низкой плотности жертвы очень низка, что обусловлено либо совокупным ответом (и наличием частичного убежища), либо наличием действительного убежища, либо наличием несъедобного растительного материала. Если хищник охотится со сравнительно низкой эффективностью, то такому случаю соответствует изоклина II хищника и результат сходен с тем, который приведен на рис. 10.7. Однако при сравнительно высокой эффективности охоты популяция хищника все еще может существовать при низкой плотности жертвы. К этому случаю подходит изоклина I хищника, при которой наблюдается устойчивая динамика численности с уровнем плотности популяции жертвы гораздо ниже предельной плотности насыщения и относительно высокой плотностью популяции хищника.

никами невелика, потому что часть жертв относительно или полностью защищена от выедания. «Неоднородность» в таком случае проявляется как изменчивая уязвимость жертв для хищников.

В приложении 10.2 показан способ построения изоклины жертвы для таких условий. Окончательный результат приведен на рис. 10.8; при низких значениях плотности жертвы изоклина направлена вертикально или почти вертикально, свидетельствуя о том, что при низкой плотности численность жертвы может увеличиваться независимо от плотности популяции хищника, так как жертвы в незначительной мере подвержены влиянию хищников.

Характер кривых динамики численности, получаемых при такой изоклине, зависит от того, в каком месте она пересекается с изоклиной хищника. Если пересечение происходит в правой части изоклины жертвы (кривая *II*, рис. 10.8), то результат получится примерно таким же, который получался ранее

(рис. 10.7). Но если изоклины пересекутся в левой части (кривая *I*), на вертикальной ветви изоклины жертвы, то получится очень устойчивая картина динамики численности при величине N^* гораздо меньшей, чем K_N. До сих пор ни в одной из моделей такой результат получен не был. Такое пересечение изоклин получается в том случае, когда хищнику свойственна высокая эффективность поиска по отношению к скорости размножения жертвы (при этом изоклины сдвигаются влево).

В итоге, следовательно, мы видим, что такой тип неоднородности оказывает стабилизирующее воздействие. Точнее, хищник будет способен понизить численность популяции жертвы до устойчивого уровня, который гораздо ниже K_N, если он будет сочетать агрегирующий ответ (повышающий устойчивость) с высокой эффективностью поиска (снижающей численность жертв).

Такой вывод, очевидно, является повторением идеи, которая уже несколько раз возникала в предыдущих главах: неоднородность ведет к повышению устойчивости. Мы наблюдали это на примере популяций одного вида в гл. 6, когда состязательная конкуренция и асимметричная конкуренция вообще (неоднородность между победителями и побежденными) приводит к особенно сильной регуляции; кроме того, мы сталкивались с этим в гл. 7, рассматривая межвидовую конкуренцию (виды сосуществовали в неоднородной среде, тогда как в однородной они вытесняли друг друга). В рассматриваемом же случае важно представлять себе, что устойчивость обусловлена неоднородностью (т. е. различной уязвимостью для хищников) не только в тех случаях, когда она связана с агрегирующим ответом хищника (ведущим к появлению частичного убежища). Устойчивость может также возникать в мозаичных условиях среды, предоставляющих жертве «убежище во времени» (разд. 9.9), а также там, где растения сохраняют резервный материал, который не может быть съеден из-за того, что находится у самой поверхности земли или под землей (разд. 8.2). Неоднородность может иметь место и тогда, когда у хищника наблюдается функциональный ответ типа 3 (см. следующий раздел), а также в том случае, если жертвы в пределах популяции неодинаковы по своей уязвимости для хищников, что может быть связано с генетическими различиями или с тем, что они входят в состав конкурентной иерархической системы (гл. 6). Итак, в целом есть все основания считать, что в самом широком смысле неоднородность может, на первый взгляд, рассматриваться как важный стабилизирующий фактор во взаимодействиях типа хищник—жертва. Но какова ее роль в действительности?

10.4.1. Примеры агрегированности и неоднородности

Теоретически агрегирующий ответ важен для успешного биологического контроля, и это, по-видимому, подтверждается работой на минирующей падубовой мушке, а также работой на кактусовой огневке. — В поисках регуляторных процессов популяции необходимо исследовать как «во времени», так и «в пространстве».

О стабилизирующем влиянии неоднородности уже говорили при описании эксперимента Хаффейкера на клещах (разд. 9.9). Важно также отметить, что в популяциях зайца-беляка, для которого характерны «циклы» (с. 476—477), никогда не наблюдаются циклические колебания в условиях, представляющих собой мозаику из пригодных и непригодных для обитания участков. В гористых районах и в районах, разделенных сельскохозяйственными угодьями, существуют сравнительно устойчивые и не испытывающие циклических колебаний численности популяции зайца-беляка (Keith, 1983). Вместе с тем эффекты агрегирующих ответов, по-видимому, легче понять, рассматривая свойства и природу факторов биологического контроля.

Фактором биологического контроля является естественный враг вида-вредителя (чаще всего это паразитоид вредителя, хотя иногда — хищное или растительноядное насекомое, поражающее сорняки), который интродуцирован в какую-либо область с целью регуляции численности вредителя. «Способность снижать численность жертвы до устойчивого уровня, который значительно ниже K_N» — это как раз то требование, которому удовлетворяет фактор биологического контроля; оно проиллюстрировано на рис. 10.9, *А* (Beddington et al., 1978). В каждом из шести случаев удачного применения биологического контроля с использованием паразитоида, в которых оценивалось отношение N^*/K_N, наблюдалось заметное снижение численности; но в четырех лабораторных исследованиях взаимодействий паразитоид—хозяин это снижение было на один-два порядка меньше. Беддингтон и его коллеги, изучив поведение ряда простых, но приемлемых математических моделей системы хозяин—паразитоид, пришли к выводу, который в менее формальной и строгой форме уже был сделан в данном разделе: низкие и устойчивые значения N^*/K_N могут быть получены только в моделях, включающих агрегированное распределение смертности, вызванной паразитоидом (рис. 10.9, *Б*). Это в свою очередь приводит к следующим двум выводам: 1) агрегирующий ответ, вызывающий агрегированное распределение поражающего воздействия, является желательным и, возможно, даже необходимым свойством эффективного фактора биологического контроля и 2) резкое различие на рис. 10.9, *А*, вероятно, отражает простоту и пространственную однородность условий в большинстве

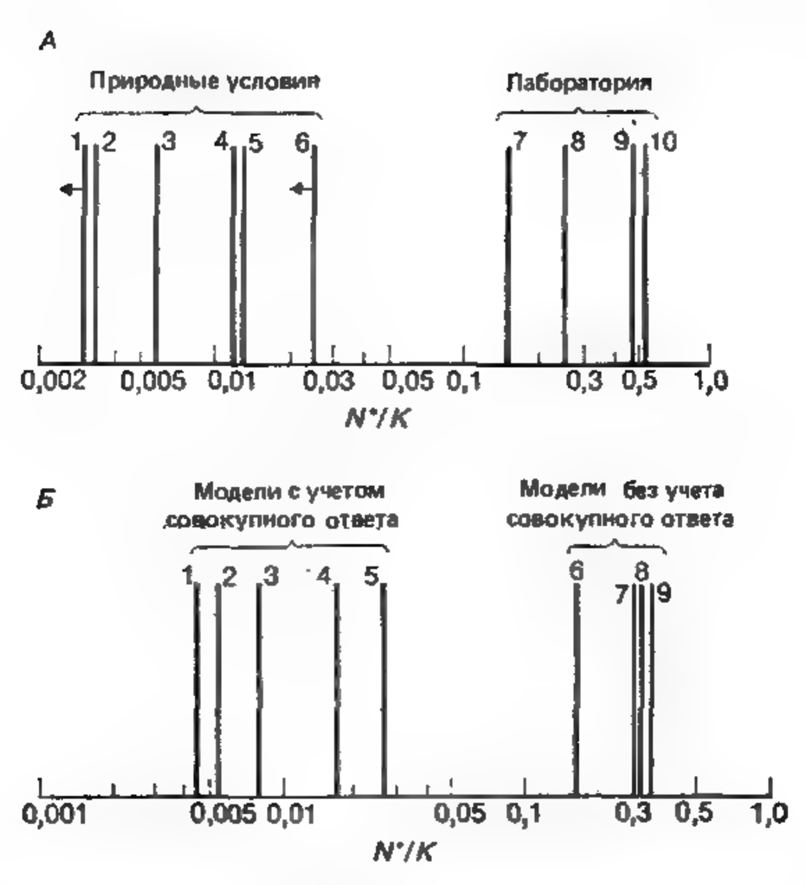


Рис. 10.9. Снижение численности жертвы (т. е. хозяев), в ряде работ при изучении взаимодействий паразитоид — хозяин и в ряде моделей паразитоид—хозяин. *А*. В шести исследованиях последствий биологического контроля в природных условиях обнаружено, что численность хозяев уменьшилась приблизительно до 1% от предельной плотности насыщения, тогда как в лабораторных исследованиях — лишь до 50—15%. *Б*. В четырех моделях, в которых не учитывался агрегирующий ответ части паразитоидов, наиболее низкий уровень численности составлял 30—15% предельной плотности насыщения, а в моделях, учитывающих агрегирующий ответ, численность снижалась от 3% до менее 0,5%. (Из Beddington et al., 1978.)

лабораторных экспериментов, что не дает возможности для проявления агрегирующих ответов.

Исходя непосредственно из работы Беддингтона и его коллег, Хедс и Лоутон (Heads, Lawton, 1983) исследовали некоторых естественных врагов минирующей падубовой мушки (*Phytomyza ilicis*), являющейся вредителем культурных растений в Канаде. Для получения полноценного падуба необходимо снизить численность *P. ilicis* до устойчиво низкого уровня. Из исследованных Хедсом и Лоутоном паразитоидов и хищников один личиночный паразитоид *Chrysocharis gemma* вызывал агрегированное распределение смертности хозяев. Существенно то, что это распределение становилось наиболее ярко выраженным при самой низкой плотности популяции хозяина. Ни у одного из других естественных врагов, включая куколковых паразитоидов *Sphegigaster pallicornis* и *Chrysocharis pubicornis*, признаков агрегирующего ответа обнаружено не было. Хедс и Лоутон работали не в Канаде, а в Йорке (северная Англия).

И тем не менее примечательно, что ни *S. pallicornis*, ни *C. pubicornis* не принесли заметного успеха в борьбе с минирующими мухами в Канаде, но как сообщили работающие по проекту энтомологи, *C. gemma* оказалась эффективным средством контроля. Напрашивается вывод, что при биологической регуляции численности вредителей, а также при регуляции численности вообще, пространственная неоднородность и агрегирующие ответы могут играть решающую роль, обеспечивая устойчивую картину динамики численности в системе хищник—жертва на низком уровне плотности.

Вместе с тем известен случай успешного биологического контроля (щитовки фиолетовой, *Parlatoria oleae*), когда агрегирующий ответ, несмотря на специально направленное исследование, обнаружен не был (Murdoch et al., 1984). Без сомнения, рассматриваемая проблема является той областью в изучении динамики численности популяций и экспериментальных исследований, которая потребует дальнейших усилий.

Несмотря на отмеченную выше неопределенность, значение неоднородности среды вновь было подтверждено при изучении регуляции изобилия кактусов-опунций; *Opuntia inermis* и *Opuntia stricta* в Австралии (Monro, 1967; см. стр. 585). До интродукции в Австралию кактусовой огневки *Cactoblastis cactorum* в 1925 г. огромные площади потенциально полезной земли были покрыты плотными зарослями этих кактусов. *Cactoblastis* была завезена специально, потому что она являлась естественным вредителем опунций в Южной Америке, откуда происходят оба организма. По мере того как в 1928—1935 гг. бабочка распространялась по все большей территории, плотные заросли кактусов были по существу уничтожены. Подрыв численности популяции обычно совершался примерно за два года, после чего плотность зарослей кактусов оставалась на низком (и приемлемом с экономической точки зрения) уровне ($N^*/K_N \simeq 0{,}002$; по данным Caughley, Lawton, 1981).

Личинки *Cactoblastis* агрегированы вдвойне: яйца откладываются кучками по 80 штук в каждой и сами кучки размещены по растениям агрегированно. Кроме того, подвижность личинок ограничена и они, вероятно, погибают вместе с самим растением, если на него пришлось слишком много кладок (приблизительно более двух на одно растение). Таким образом, это взаимодействие стабилизировано не только при низкой плотности тем, что кактусы в результате агрегированности личинок получают частичное убежище, но оно также стабилизировано благодаря высокой смертности личинок на чрезмерно зараженных растениях при высоком уровне численности личинок.

В заключение подчеркнем, что, по-видимому, пространственная и другая неоднородность часто играют важную роль в тех случаях, когда хищник оказывает сильное регуляторное воз-

действие на популяцию жертвы. Однако, как выясиилось в разд. 10.2.3, эту роль трудно выявить, опираясь просто на смертность, наблюдающуюся из поколения в поколение. Сочетание запаздывающей зависимости от плотности и меняющихся во всех естественных местообитаниях условий может приводить к такому распределению смертности по поколениям, которое само по себе не подтверждает наличие популяционной регуляции. При этом могут быть замаскированы мощные регуляторные факторы, действующие в каждом поколении. Как отмечал Хасселл (Hassell, 1985), единственным действительным подходом может служить «двумерная» программа наблюдений, в ходе которой популяция изучается в течение нескольких поколений, а также собираются данные по пространственным и другим изменениям, имеющим место в пределах поколения. Без такого дуалистического подхода существует реальная опасность не распознать действительные причины относительной устойчивости многих естественных популяций.

10.5. Функциональные ответы и эффект Олли

Фактически «стабилизирующие» эффекты ответов типа 3, по-видимому, играют незначительную роль, но переключение стабилизирует численность жертвы.—«Дестабилизирующие» эффекты ответов типа 2 играют, вероятно, небольшую роль.

Изоклины жертв можно модифицировать для того, чтобы учесть различные типы функциональных ответов (разд. 9.5), а также для того, чтобы включить «эффект Олли». (Эффект Олли заключается в том, что в популяции жертвы наблюдается не пропорционально низкая скорость пополнения, когда низка плотность самой популяции: происходит это потому, что самцы с трудом находят самок или потому, что для эффективного использования ресурса должно быть превышено некоторое «критическое число» особей.) Однако не вдаваясь снова в подробности, мы в основном ограничимся выводами, получаемыми при таком изменении изоклин.

Как уже было показано, функциональный ответ типа 3 дает такой же эффект, как и частичное убежище: низкая скорость выедания при низкой плотности жертвы. Однако в однородной среде существует противоречие между поведением хищника в соответствии с функциональным ответом типа 3 (игнорирование жертв при низкой плотности) и высокой эффективностью добывания пищи при низкой плотности жертв. В этой ситуации будет применима кривая II на рис. 10.8 и стабилизирующее влияние ответа типа 3 (разд. 9.5.4) будет в действительности иметь небольшое значение.

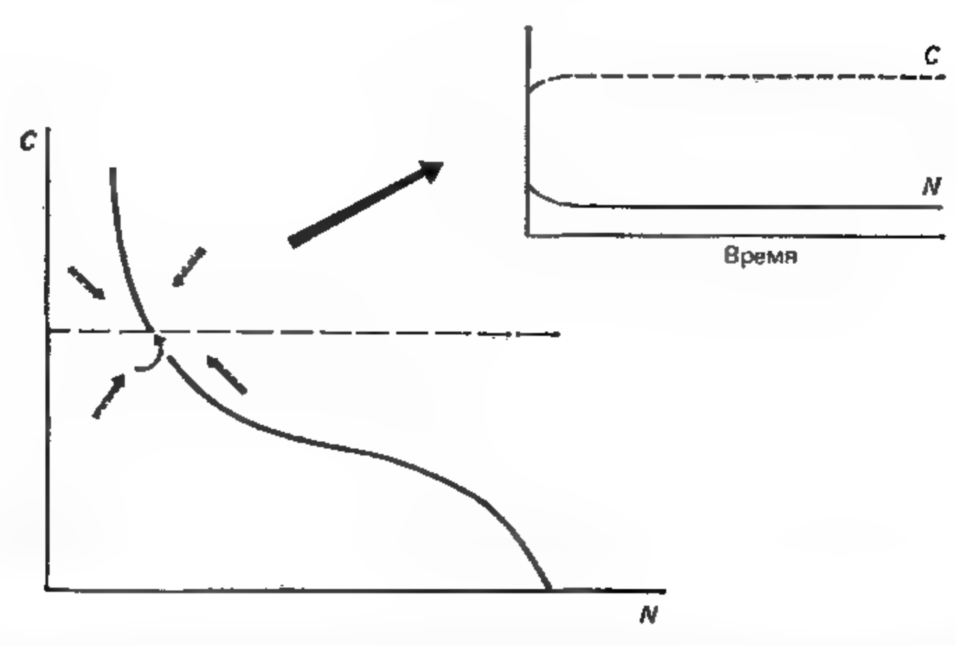


Рис. 10.10. Если функциональный ответ типа 3 возникает вследствие переключения хищника на другую жертву, то численность хищника может не зависеть от плотности жертвы любого типа (*основной рисунок*) и изоклина хищника может представлять собой горизонтальную линию (не изменяется в зависимости от плотности жертвы). Такая зависимость приводит к устойчивой динамике численности (*вверху справа*), когда плотность жертвы гораздо ниже предельной плотности насыщения

Вместе с тем, хищник может проявлять функциональный ответ типа 3 к одной из категорий жертвы, потому что *переключает* свои усилия на разные категории жертвы, в зависимости от того, которая из них наиболее многочисленна. В таком случае динамика численности популяции хищника была бы независима от численности каждой отдельной категории жертвы, а положение его изоклины было бы вследствие этого неизменным при всех значениях плотности жертвы. Как следует из рис. 10.10, это в принципе может вести к тому, что хищники будут поддерживать численность популяции жертвы на постоянном и низком уровне.

Хорошим примером такой зависимости может служить работа по пашенной полевке (*Microtus agrestis*) в южной Швеции (Erlinge et al., 1984). Популяции полевок подвергались выеданию различными всеядными хищниками: барсуками, рыжими лисицами, домашними кошками, мелкими куньими, канюками и обыкновенной неясытью. Однако эти хищники переключались на альтернативные жертвы (в особенности на кроликов, других грызунов, насекомоядных, дождевых червей и насекомых), если пашенные полевки были относительно немногочисленны. Интересно, что численность популяций пашенной полевки оставалась из года в год весьма постоянной. Напротив в северной Швеции и в других районах, где альтернативные жертвы немногочисленны, в популяциях пашенной полевки наблюдаются выраженные циклические колебания численности. Следовательно, возможно,

хотя и никак не доказано, что стабилизация динамики по типу, предсказанному на простой модели, в южной Швеции связана с переключением хищников.

Если хищник проявляет функциональный ответ типа 2, при котором постоянный уровень численности достигается при величине, гораздо более низкой чем K_N, или, если имеет место эффект Олли, то изоклина жертвы образует «горб» (приложение 10.3). И если изоклина хищника пересекает ее слева от максимума, то в результате возникнут расходящиеся колебания, т. е. взаимодействие будет дестабилизировано. Однако для того, чтобы этот эффект получился при функциональном ответе типа 2, время обработки жертвы должно быть очень большим, тогда как в действительности величины времени обработки относительно невелики (Hassell, 1981). Следовательно, возможный дестабилизирующий эффект функционального ответа типа 2 (разд. 9.5.4), вероятно, не имеет большого практического значения.

Дестабилизирующая роль эффекта Олли на количественном уровне, по-видимому, не подтверждалась и не опровергалась. Тем не менее идея об уменьшении численности популяции вплоть до полного исчезновения вследствие того, что она «слишком мала» (т. е. ее плотность ниже некоторого критического уровня), хорошо известна, по крайней мере в случае промышляемых популяций китов и рыб (разд. 10.8). Снижение численности популяции до ее полного исчезновения можно считать крайним выражением нестабильности.

10.6. Несколько равновесных состояний: объяснение вспышек численности

Можно создать модели с несколькими равновесными состояниями. — В популяциях, которые ведут себя в соответствии с такими моделями, наблюдаются вспышки численности.

Экологи, работающие в разных условиях, пришли к выводу о том, что при взаимодействии популяций хищника и жертвы не обязательно должно быть всего одно равновесное сочетание значений их численности (около которого колебания могут происходить, а могут и не происходить). Вместо этого может наблюдаться «несколько равновесных состояний» или «альтернативные устойчивые состояния». Эта идея выдвигалась чаще всего в тех случаях, когда численность хищника или растительноядного животного не зависела от плотности их жертвы (см. обзор May, 1977). Хорошими примерами для этого могли бы служить стада пасущихся млекопитающих (где размер стада определяется фермером — см. Noy-Meir, 1975) или флотилия траулеров, облавливающая популяции рыб (где размеры флотилии определяются ее владельцем или, возможно, международным договором).

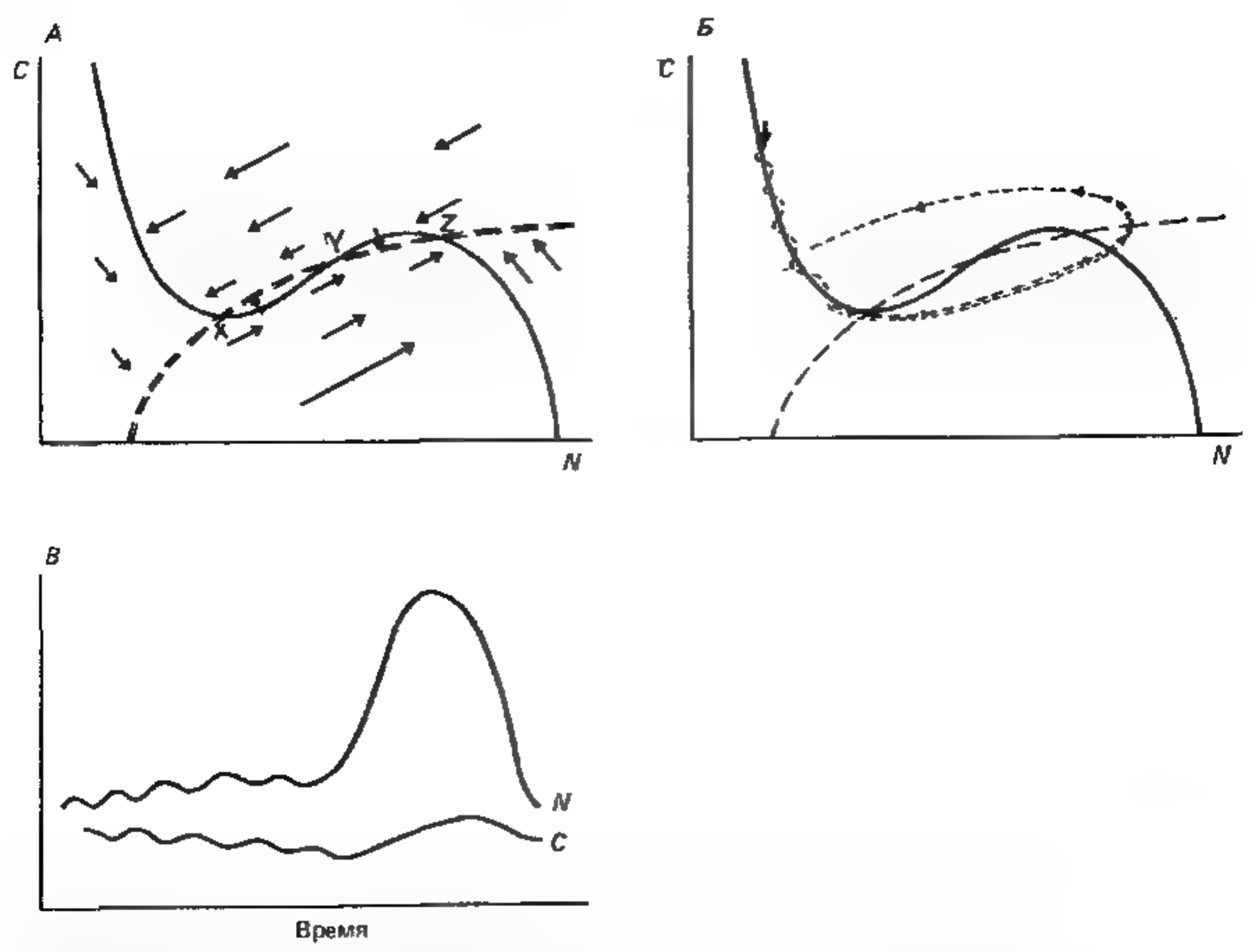
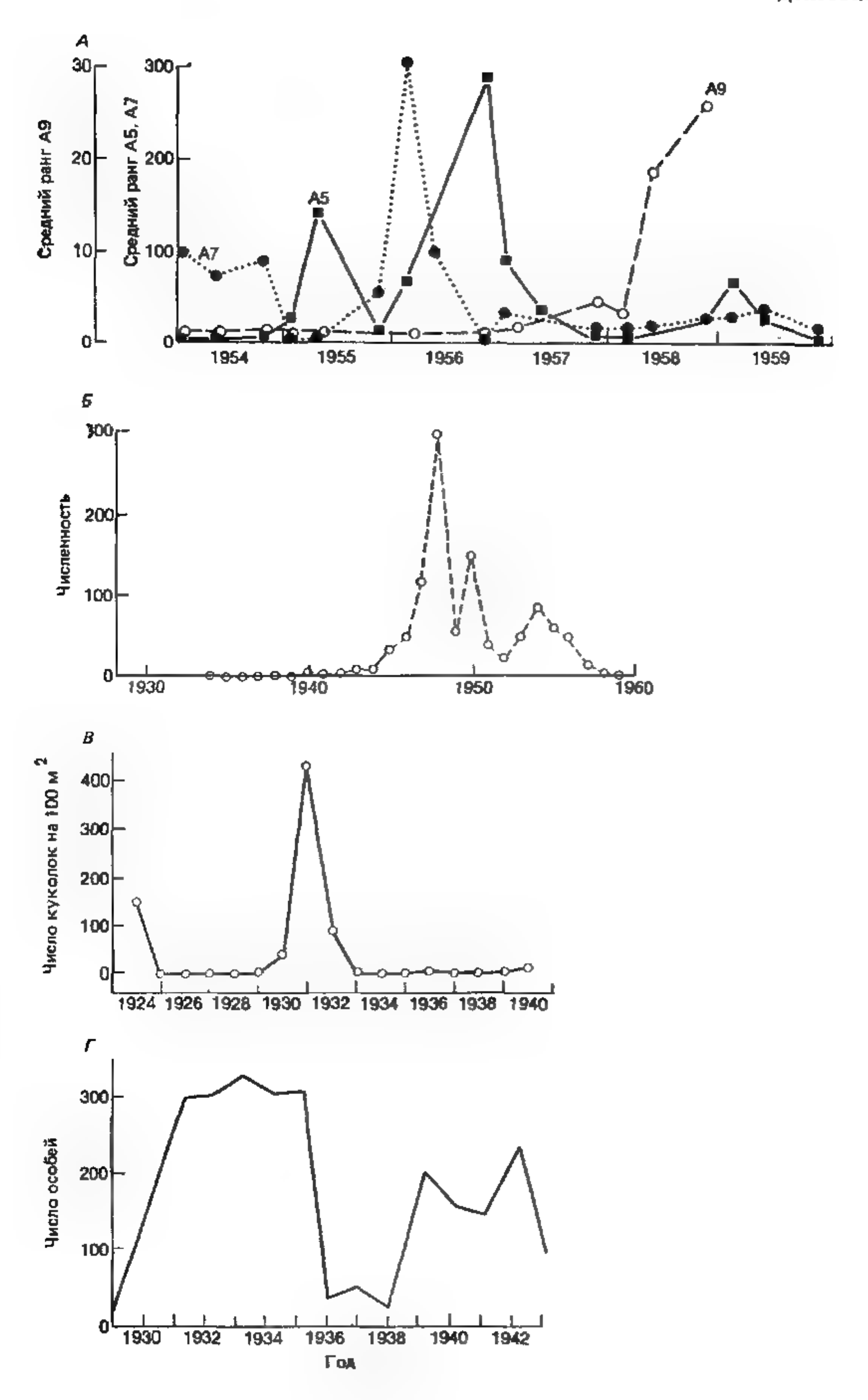


Рис. 10.11. Изоклина модели хищник—жертва с несколькими равновесными состояниями. *А*. При низких значениях плотности изоклина жертвы имеет восходящий участок и далее колоколообразную часть; благодаря этому изоклина хищника может пересекать ее три раза. Пересечения X и Z представляют собой точки устойчивого равновесия, а пересечение Y — это точка неустойчивого положения, из которого значение суммарной численности популяций хищника и жертвы смещается либо к положению X, либо к положению Z. *Б*. Вероятная траектория, вдоль которой может изменяться суммарная численность популяций, если на нее действуют силы, показанные на рис. *А*. *В*. Те же значения численности в зависимости от времени показывают, что пересечение с характеристиками, которые не меняются, может привести к явной «вспышке» численности

Ситуации такого типа будут рассматриваться ниже, в разделах, посвященных сбору урожая, но несколько равновесных состояний могут также возникнуть при взаимодействии хищника и жертвы друг с другом.

На рис. 10.11 показана модель с несколькими равновесными состояниями. Изоклина жертвы имеет как вертикальный участок при низкой плотности, *так* и горб. Эта модель могла бы описывать взаимодействие, в котором хищник проявляет функциональный ответ типа 3 и характеризуется длительным временем обработки или, возможно, сочетанием агрегирующего ответа и уменьшением пополнения в популяции жертвы при низкой плотности. Вследствие этого изоклина хищника пересекает изоклину жертвы три раза. Величина и направление векторов на рис. 10.11, *А* показывают, что в двух точках пересечения (X и Z)


А
Средний ранг А9
Средний ранг А5, А7
A7
A5
A9
30
20
10
0
300
200
100
0
1954
1955
1956
1957
1958
1959
Б
Численность
300
200
100
0
1930
1940
1950
1960
В
Число куколок на 100 м²
400
300
200
100
0
1924
1926
1928
1930
1932
1934
1936
1938
1940
Г
Число особей
300
200
100
0
1930
1932
1934
1936
1938
1940
1942
Год

наблюдается довольно устойчивое равновесие (хотя вблизи каждой из них происходят некоторые колебания). Однако третья точка (точка Y) неустойчива: вблизи нее популяция будет смещаться в сторону точки X или точки Z. Кроме того, существуют взаимосвязанные популяции вблизи точки X, откуда векторы ведут к зоне вокруг точки Z и взаимосвязанные популяции вблизи точки Z, откуда векторы возвращают их к зоне вокруг точки X. Даже небольшие изменения в среде могут направлять популяцию у точки X на траекторию, ведущую к точке Z, и наоборот.

Гипотетические популяции, которые ведут себя в соответствии с векторами на рис. 10.11 *А*, изображены на рис. 10.11, *Б* с помощью графика, показывающего динамику соотношения численностей хищника и жертвы и на рис. 10.11, *В* в виде графика динамики численности хищника и жертвы во времени. В популяции жертвы, по мере того как она переходит от равновесия при низкой плотности к равновесию при высокой и возвращается назад, происходит «вспышка» численности. И эта вспышка численности не является следствием столь же выраженного изменения в окружающей среде. Напротив, это изменение численности порождено самим воздействием (при небольшом уровне «шума» в среде) и оно, в частности, отражает существование нескольких равновесных состояний. Сходные рассуждения можно использовать для объяснения более сложных случаев динамики численности в природных популяциях.

10.6.1. Возможны ли несколько равновесных состояний в природе?

Внезапные изменения окружающей среды могут привести также к внезапным изменениям численности.

Несомненно, в природе существуют популяции, в которых происходят вспышки численности на фоне обычно низкого и явно устойчивого уровня (рис. 10.12, *А*, *Б*, *В*); существуют также популяции, в которых, по-видимому, чередуются два уровня устойчивой плотности (рис. 10.12, *Г*). Но из этого не следует, что в каждом случае мы имеем дело с популяцией, характеризующейся несколькими равновесными состояниями.

Рис. 10.12. Возможные примеры вспышки численности и нескольких равновесных состояний. *А*. Средние ранги относительной численности эвкалиптовых листоблошек *Cardiaspina albitextura* в трех районах Австралии (А5, А7 и А9) (по Clark, 1962). *Б*. Наблюдавшиеся изменения численности гусениц еловой листовертки-почкоеда (*Choristoneura fumiferana*) в Канаде (по Morris, 1963). *В*. Плотность куколок сосновой совки (*Panolis flammae*), гусеницы которой объедают хвою сосны обыкновенной в Германии (по Schwerdtfeger, 1941) *Г*. Колебания численности виргинской куропатки, *Colinus virginianus* в Висконсине, США (по Errington, 1945)

В некоторых случаях мы располагаем правдоподобными данными, свидетельствующими о наличии нескольких равновесных состояний. В частности об этом свидетельствует работа Кларка (Clark, 1964) в Австралии по эвкалиптовым листоблошкам (*Cardiaspina albitextura*), насекомых отряда равнокрылых (рис. 10.12, *А*). Равновесие при низком уровне плотности поддерживается у этих насекомых, по-видимому, благодаря их естественным хищникам (особенно птицам), а гораздо менее устойчивое равновесие при высокой плотности связано с внутривидовой конкуренцией (уничтожение листьев дерева-хозяина, ведущее к снижению плодовитости и выживаемости). Резкий переход от одного состояния к другому может происходить, если хищники с небольшим запозданием отреагируют на увеличение плотности взрослых листоблошек.

В популяции еловой листовертки-почкоеда (*Choristoneura fumiferana*; рис. 10.12, *Б*) также, по-видимому, существует несколько равновесных состояний, хотя, вероятно, не совсем того типа, который показан на рис. 10.11 (см. Peterman et al., 1979). В молодом лесу из бальзамической пихты и канадской ели или в смешанном пихтово-елово-лиственном лесу качество пищи для листоблошек низкое и скорость пополнения популяции невелика. Было высказано предположение, что в состоянии устойчивого равновесия при низком уровне плотности численность популяции контролируется их хищниками (как на рис. 10.8, кривая *1*), однако это важное предположение не получило экспериментального подтверждения. По мере созревания пихтовых и еловых лесов пригодность пищи повышается и происходит увеличение как скорости пополнения популяции листовертки-почкоеда так и ее предельной плотности. Изоклина популяции еловой листовертки-почкоеда может затем подниматься выше изоклины ее хищников, так что они пересекаются только при равновесии на высоком уровне плотности (как на рис. 10.7). Однако эта вспышка численности вредителя приводит к быстрому уничтожению зрелых деревьев. Лес, таким образом, возвращается к относительно незрелому состоянию, а изоклины и точка равновесия возвращаются в такое положение, как и на рис. 10.8.

Важно отметить, что при этом могут возникать значительные изменения численности (т. е. вспышка и последующий резкий спад) в результате либо небольших изменений предельной плотности насыщения (т. е. зрелости леса), либо малых возмущений в среде, когда уровень зрелости близок к критическому пороговому значению.

Вместе с тем нередко резкие изменения численности довольно точно отражают резкие изменения в условиях среды или кормовых ресурсах. Например, численность гнездящихся в Англии и Уэльсе цапель обычно колеблется около 4000—4500 пар, но после особенно суровых зим популяция заметно сокращается

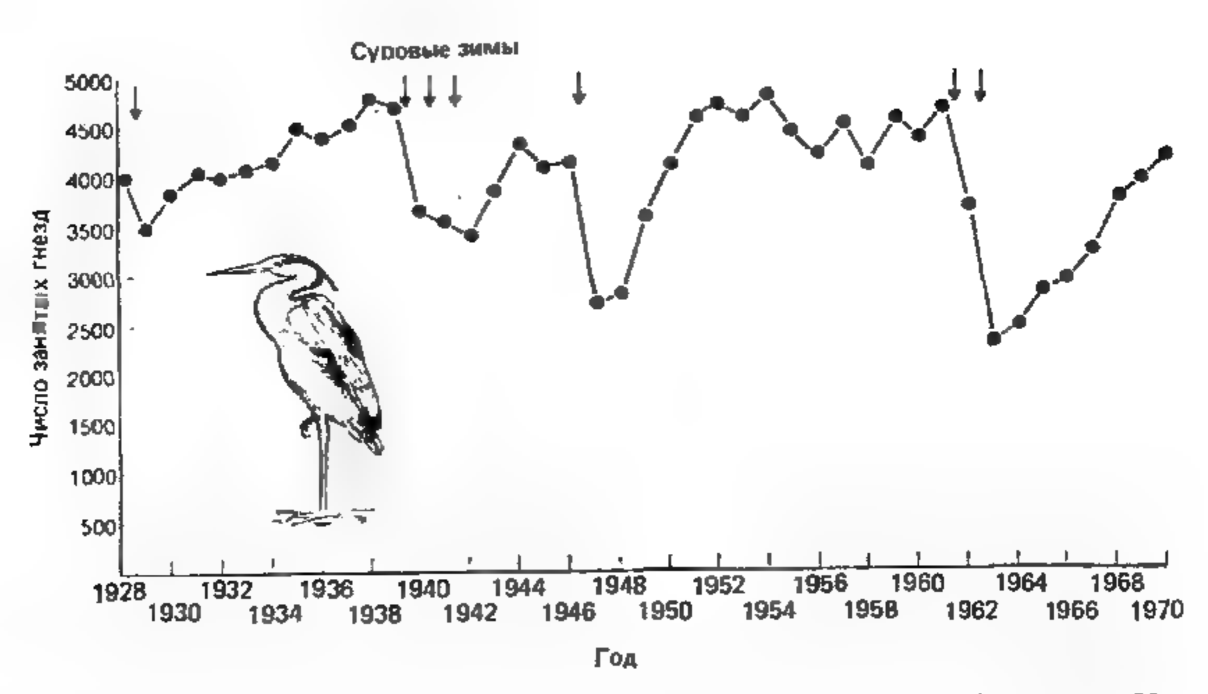


Рис. 10.13. Изменения численности цапель (*Ardea cinerea*) в Англии и Уэльсе (определялась по числу занятых гнезд) хорошо согласуются с изменениями условий среды (особенно суровыми зимами). (Из Stafford, 1971.)

(рис. 10.13; Stafford, 1971). Эти рыбоядные птицы не могут находить достаточное количество пищи, когда пресные водоемы замерзают на длительное время; однако не следует считать, что при низком уровне численности (2000—3000 пар) существует другое равновесное состояние. Численность популяции резко снижается просто вследствие независимой от плотности смертности, после чего популяция быстро восстанавливается.

10.7. Резюме

Простейшие математические модели взаимодействий хищник—жертва предсказывают взаимосвязанные колебания численности, которые очень неустойчивы. Однако, добавляя в эти модели те или иные элементы реальности, можно выявить такие черты действительных отношений в системе хищник—жертва, которые вероятно, повышают их устойчивость. Особенно мощное стабилизирующее влияние оказывают самоограничение в каждой из взаимодействующих популяций (внутривидовая конкуренция среди жертв, взаимная интерференция среди хищников) и неоднородность среды (или агрегирующий ответ). Для того чтобы полнее понять суть взаимодействий в системе хищник—жертва, используют модели, в которых эти системы могут существовать более чем в одном устойчивом состоянии.

Мы убедились, что различные типы динамики численности хищников и жертв как в природе, так и в лабораторных условиях соответствуют выводам, полученным на моделях. К сожалению, у нас редко появляется возможность применить конкретные объяснения к определенным сериям данных, потому что спе-

циальные эксперименты и наблюдения, направленные на проверку моделей, проводились редко. Кроме того, природные популяции подвержены воздействию не только хищников или жертв, но также многих других факторов среды, которые «создают шум», мешающий непосредственно сравнивать реальность с простыми моделями. Мы вернемся к проблеме численности в более широком смысле в гл. 15.

10.8. Сбор урожая, рыболовство, охота и выбраковка

При сборе урожая следует избегать как чрезмерной эксплуатации, так и недоиспользования.— Экономическая сторона различных стратегий сбора урожая.— Опыты на зеленой мясной мухе хорошо иллюстрируют значение внутривидовой конкуренции при сборе урожая.

Из всех взаимодействий типа хищник—жертва нас больше всего интересуют те, в которых в качестве хищников выступаем мы сами. Можно выделить два главных типа таких взаимодействий. В первом мы удаляем всю популяцию вредителя или ее часть, потому что она наносит вред какой-нибудь другой популяции, которую мы хотим защитить. Во втором мы «собираем урожай» с популяции, используя изымаемых особей и оставляя других с тем, чтобы они восстанавливали популяцию для последующей эксплуатации. В этом разделе мы будем иметь дело с промышляемыми популяциями.

В идеальном случае все действия, связанные с промыслом, должны были бы быть направлены на достижение одной и той же основной цели, независимо от того, добываются ли киты или рыба в море, олени в тундре или древесина в лесу. Путь к этой цели проходит по узкой тропинке между чрезмерным и недостаточным использованием. Из популяции, постоянно подверженной чрезмерной эксплуатации, изымается слишком много особей, и в конечном счете популяция доводится до вымирания; из недоиспользуемой популяции изымается меньше особей, чем популяция способна восстановить, и получаемый урожай может быть меньше, чем требуется.

Однако, к сожалению, при этом разумном с биологической точки зрения подходе игнорируется тот факт, что сбор урожая является обычно коммерческим предприятием. Поэтому следует учитывать экономические факторы. В частности, с точки зрения экономики, *текущая* прибыль (которую можно поместить под выгодные проценты) может быть более ценной, чем будущая прибыль (которой еще нужно дождаться). Поэтому во многих случаях с *экономической точки зрения* чрезмерное использование популяции имеет смысл, так как это увеличивает текущую при-

Таблица 10.2. Влияние уничтожения разной, но постоянной доли вылетающих взрослых особей на популяцию мухи *Lucilia cuprina*. (По Nicholson, 1954 b.)

Норма изъятия вылетающих мух	Число появившихся за день куколок (*a*)	Число вылетевших за день мух (*b*)	Средняя численность взрослых особей (*c*)	Средняя рождаемость на 1 особь за 1 сут (*a/c*)	Естественная гибель за 1 сут	Число уничтоженных мух за 1 сут (*d*)	Суточное пополнение взрослых особей (*e=b—d*)	Средняя продолжительность жизни взрослых особей, сут (*c/e*)
0%	624	573	2520	0,25	573	0	573	4,4
50%	782	712	2335	0,33	356	356	356	6,6
75%	948	878	1588	0,60	220	658	229	7,2
90%	1361	1260	878	1,55	125	1134	126	7,0

быль за счет будущей. Конечно, это недальновидно экологически и это нечестный (и горький) способ лишать пищи тех голодающих, которых только еще нужно будет прокормить в будущем. Но тем не менее прибыль — это важный фактор, который промысловики принимают во внимание. Подробное рассмотрение взаимодействий и противоречий между экономическими и чисто биологическими целями не входит в задачи данной книги (специальное обсуждение, см. у Clark, 1976, 1981), поэтому остановимся на основных биологических вопросах.

Хорошее представление об эффектах изъятия части популяции можно получить при анализе результатов, полученных Николсоном (Nicholson, 1954), который изучал эксплуатируемую лабораторную популяцию австралийской зеленой мясной мухи (*Lucilia cuprina*) (табл. 10.2). По мере увеличения доли изымаемых из популяции мух число появляющихся за сутки куколок и взрослых особей возрастало, а естественная смертность взрослых особей снижалась (что приводило к увеличению средней продолжительности жизни оставшихся мух). Другими словами, эксплуатация снижала плотность популяции и тем самым уменьшала внутривидовую конкуренцию, в результате чего повышалась выживаемость и плодовитость оставшихся особей. Однако несмотря на то, что популяция взрослых мух сократилась и достигла гораздо более низкого уровня, чем величина предельной плотности насыщения (878 по сравнению с 2520 при отсутствии эксплуатации), *урожай* продолжал увеличиваться до тех пор, пока норма изъятия не достигала 90%. Таким образом, высокий урожай был получен от популяции, численность которой была ниже (и в данном случае гораздо ниже) предельной плотности насыщения. Ключевым моментом представляется здесь то, что ответ эксплуатируемой популяции и полученный

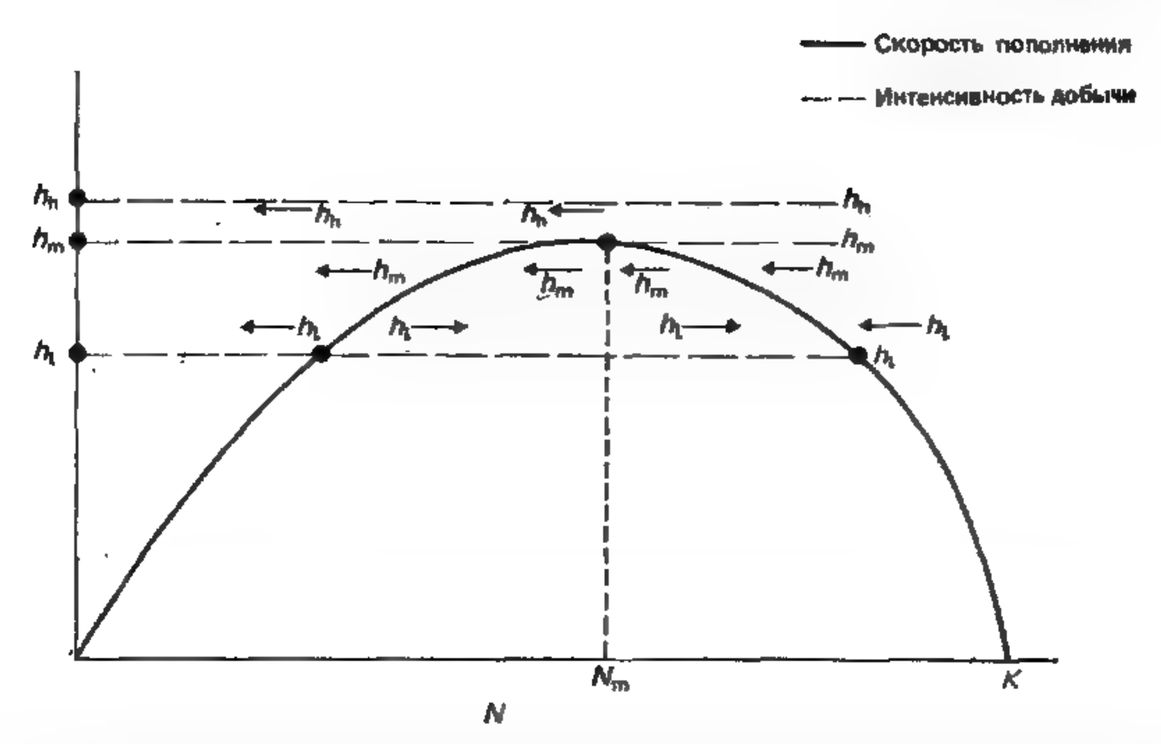


Рис. 10.14. Постоянная иорма добычи. На рисунке показана одна кривая пополнения (сплошиая линия) и три постоянных нормы добычи (штриховые лииии); высокая норма (H_h), средияя норма (h_m) и низкая норма (h_l). Стрелками обозиачены предполагаемые изменения числеиности под влияиием определеиной промысловой иагрузки. Точками обозиачены положеиия равиовесия. При h_h иаблюдается единственное «равновесное состояние», когда популяция уничтожена. При h_l устойчивое равновесие наблюдается в том случае, когда плотность относительно высока; кроме того, при низкой плотиости существует точка иеустойчивого состояния. Максимально поддерживаемый урожай получают при норме добычи, равиой h_m, так как кривая иормы добычи только касается кривой пополнения в точке максимума (при плотности N_m): если численность популяции выше N_m, то она снижается до N_m, а если численность меньше N_m, то популяция практически уничтожается

с нее урожай в значительной мере определялись снижением уровня внутривидовой конкуренции, вызванным изъятием части особей (см. разд. 8.3).

10.8.1. Простая модель промысла: фиксированные квоты

Максимальный поддерживаемый урожай представляет собой максимум кривой чистой скорости пополнения — Концепция МПУ имеет несколько недостатков, но ее часто используют. — Изымать фиксированную квоту — чрезвычайно рискованно. — Опасность изъятия фиксированной квоты демонстрируют китобойный промысел и вылов перуанских анчоусов.

Выводы, к которым мы пришли ранее, можно расширить, если воспользоваться моделью популяции, показанной на рис. 10.14. В этой модели чистая скорость пополнения (или чистая продукция) описывается колоколообразной кривой (разд. 6.4). Скорость пополнения мала при низкой плотности популяции, мала она и при интенсивной внутривидовой конкуренции. При

численности, равной предельной плотности (K), она равна нулю. Величина плотности, при которой достигается *наивысшая* чистая скорость пополнения, зависит от точного вида функции внутривидовой конкуренции; в логистическом уравнении (разд. 6.9) эта величина равна $K/2$, в экспериментах Николсона на мясных мухах гораздо ниже, чем $K/2$ (табл. 10.2), а для многих крупных млекопитающих она лишь немногим меньше K (рис. 6.8, B). Тем не менее она всегда меньше K.

Рис. 10.14 иллюстрирует также три возможные стратегии промысла, в каждой из которых существует постоянная *скорость изъятия*, т. е. постоянное число особей, изымаемых из популяции за данный период времени (в промысловой практике это называется *фиксированной квотой*). В точке пересечения линий пополнения и промысла скорости изъятия и пополнения равны и действуют в противоположных направлениях; число особей, изъятых за единицу времени промыслом, равно числу особей, пополнивших за то же время популяцию. Для нас особый интерес представляет скорость изъятия, равная h_m, соответствующая точке пересечения (или точнее точке касания) линией промысла кривой скорости пополнения в точке максимума. Это самая высокая скорость изъятия, которой популяция может противостоять благодаря собственному пополнению. Поэтому ее называют *максимальным поддерживаемым урожаем* или МПУ (Вообще максимальный урожай мог бы быть получен при изъятии всех особей из популяции — но это можно сделать только один раз и не более.) В таком случае МПУ представляет собой необходимое равновесие между чрезмерным и недостаточным использованием. Он равен наибольшей скорости пополнения и его можно получить, снижая плотность популяции до уровня, при котором кривая скорости пополнения достигает максимума (всегда ниже K).

Концепция МПУ занимает центральное место в теории и практике промысла, поэтому представляется весьма важным выявление ее недостатков. Основной из них заключается в том, что популяция рассматривается как совокупность одинаковых особей или как бесструктурная «биомасса», при этом игнорируются все аспекты популяционной структуры, такие, как размерный или возрастной составы и связанные с ними различия в скорости роста, выживания и размножения; альтернативные варианты, учитывающие структуру популяции, будут рассмотрены ниже. Вторым недостатком следует считать то, что за основу берется единственная кривая пополнения, а это подразумевает постоянство условий среды. Правда, указанный недостаток является общим фактически для всех моделей промысла (но см. Ides, 1973) и обычно единственная возможная реакция на нее — это сделать поправку для неурожайных лет, учитывая в рекомендациях фактор риска. Даже если не обращать внимания на эти

проблемы, то существует третья трудность: получение оценки МПУ. Для того чтобы это сделать, необходимо иметь оценки численности популяций и скорости их пополнения. Однако бо́льшая часть эмпирических данных далека от совершенства, а получить пригодные данные порой бывает невозможно или слишком дорого. В таком случае у биолога нет иной возможности, кроме как довольствоваться тем, что есть. Нередко, к примеру, кривая пополнения строится просто исходя из предположений, а уровень МПУ при этом полагается равным половине предельной плотности насыщения (как в логистической модели). К сожалению, при изучении реальных кривых пополнения подобные допущения часто не подтверждаются.

Несмотря на все сказанное выше, в течение многих лет этой концепцией руководствовались при управлении природными ресурсами в таких отраслях, как рыболовство, лесное хозяйство, охотничий промысел. Например, до недавнего времени существовало 39 организаций по управлению морским рыболовством, каждая из которых при установлении соглашения действовала, опираясь на критерий МПУ (Clark, 1981). Во многих других сферах деятельности концепция МПУ до сих пор остается руководящим принципом. Этот подход безусловно сопряжен с риском, но его не следует считать совершенно бесполезным; МПУ может служить одним из важных *компонентов* схемы управления при условии тщательной оценки и соблюдения определенной осторожности (см. ниже).

Возвращаясь к рис. 10.14, мы видим, что плотность популяции (N_m), соответствующая МПУ, является равновесной (приход = = расходу), но поскольку промысел основан на изъятии постоянной квоты, это равновесие очень неустойчиво. Если реальная плотность превышает плотность при МПУ, то h_m превышает скорость пополнения и численность популяции уменьшается в направлении N_m. Сама по себе эта ситуация не вызывает особых опасений. Но если случайно плотность окажется хоть немного ниже, чем N_m, то h_m снова будет превышать скорость пополнения. Плотность понизится еще больше (рис. 10.14); и если при этом фиксированная квота будет поддерживаться на уровне МПУ, численность популяции будет падать до тех пор, пока популяция полностью не исчезнет. Кроме того, если величина МПУ даже слегка завышена, скорость изъятия будет превышать скорость пополнения (h_h на рис. 10.14). В таком случае популяция будет уничтожена, независимо от начальной плотности. Короче говоря, постоянная квота на уровне МПУ может быть желательна и целесообразна в полностью предсказуемых условиях, о которых мы имеем исчерпывающую информацию. Но в реальной изменчивой среде при неполных данных эта фиксированная квота открывает путь к уничтожению популяции. Прискорбно, но иногда трудно заставить понять тех, кто имеет непосред-

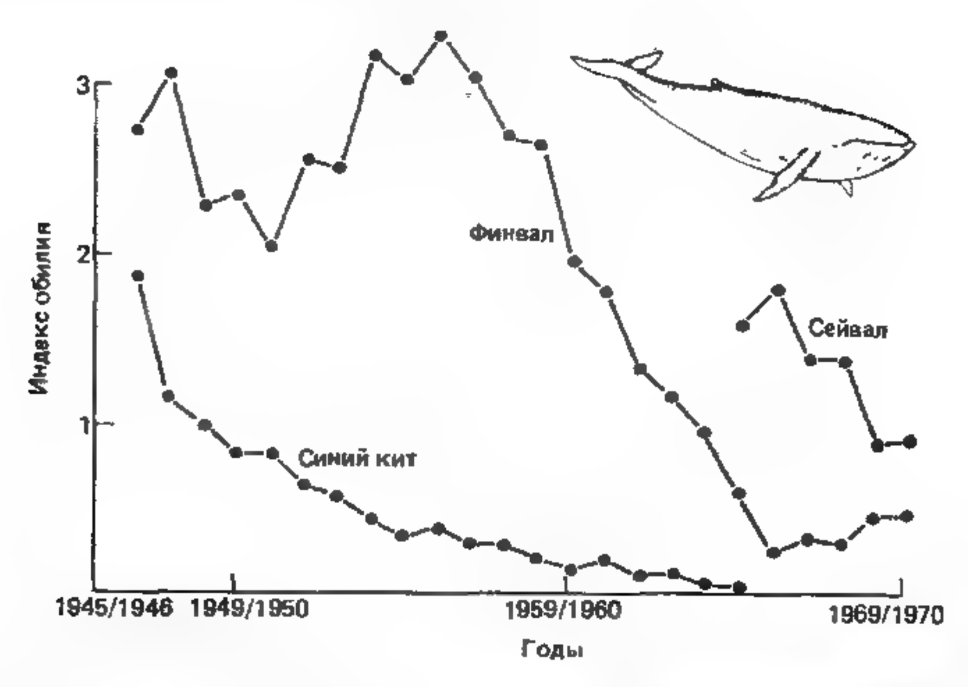


Рис. 10.15. Снижение численности популяций антарктических усатых китов под влиянием промысла. (По Gulland, 1971.)

ственное отношение к рыболовству или другому промыслу, что величина МПУ — это не урожай, который ежегодно можно изымать из популяции независимо от преобладающих условий (Clark, 1981).

10.8.2. Примеры фиксированной квоты вылова

Опасность использования в промысле фиксированной квоты на уровне МПУ иллюстрируют примеры из китобойного промысла и вылов перуанского анчоуса.

Несмотря на все недостатки, стратегией фиксированной квоты пользовались часто. Обычно та или иная организация, управляющая эксплуатацией ресурсов, делает оценку МПУ и затем она принимается в качестве годовой квоты. В определенный срок открывается рыбный промысел (или охотничий сезон или что-либо еще) и полученный улов регистрируется. Затем, когда квота выбрана, промысел на оставшуюся часть года закрывается. Совершенно очевидно, что это подталкивает рыбаков к конкуренции; и когда в период с 1949 по 1960 гг. действовали годовые квоты, установленные Международной китобойной комиссией, следующую за открытием промысла борьбу обычно называли «китобойными олимпиадами» (Clark, 1981). Промышлявшие китов государства со временем пришли к соглашению о разделе квоты между собой до того, как откроется сезон; но даже при изъятии фиксированной квоты существование популяций китов находилось под угрозой (рис. 10.15).

Другой весьма типичный пример использования фиксированной квоты дает нам промысел перуанского анчоуса (*Engraulis*

ringens). С 1960 по 1972 гг. его добыча была крупнейшим в мире промыслом в популяции одного вида и являлась главной отраслью экономики Перу. Эксперты по рыболовству оценили, что каждый год МПУ приблизительно составляет 10 млн. т и в соответствии с этим был регламентирован вылов. Однако мощность рыболовного флота увеличивалась и в 1972 г. уловы резко сократились. Основной причиной, по-видимому, явился перелов (Murphy, 1977). Мораторий на промысел позволил бы запасам анчоуса восстановиться, но из-за политических соображений он был невозможен: с промыслом анчоуса была связана занятость 20 000 человек. Поэтому правительство Перу разрешило продолжать ежегодную добычу анчоуса. Низкие уловы продолжали снижаться.

Конечно, необязательно устанавливать квоту точно на уровне МПУ или оставлять ее неизменной из года в год. Например, процедура управления, введенная Международной китобойной комиссией в 1975 г., при регуляции численности каждого стада основывается на его текущей численности, отнесенной к уровню МПУ. Квота в этом случае устанавливается как доля рассчитанного МПУ. Сходным образом, квота на промысел камбалы в Северном море равна 112 000 т ежегодно, однако при низком пополнении (которое контролируется) она уменьшается. Это, вне всякого сомнения, более разумно, чем менять стратегию лишь после того как уловы снизятся. Но этот подход требует соответствующих данных по динамике численности популяций, а для многих промысловых видов рыб таких данных нет.

10.8.3. Регулирование промыслового усилия

Регулирование промыслового усилия менее рискованно, но уловы при этом более изменчивы.

Риск, связанный с фиксированной квотой, можно уменьшить, если регулировать *промысловое усилие*. Можно предположить, что урожай, получаемый при промысле (h), связан простой зависимостью с тремя характеристиками:

$$h = g \cdot E \cdot N.$$

Величина урожая (h) увеличивается с ростом численности промышляемой популяции (N), с возрастанием промыслового усилия, E (например, с увеличением числа «траулеро-дней» в рыболовстве или числа «винтовко-дней» в охотничьем промысле); и, наконец, с ростом эффективности промысла (g). С учетом предположения о том, что эффективность остается постоянной, на рис. 10.16 изображена промышляемая популяция, подверженная влиянию трех возможных стратегий промысла, различающихся по величине промыслового усилия.

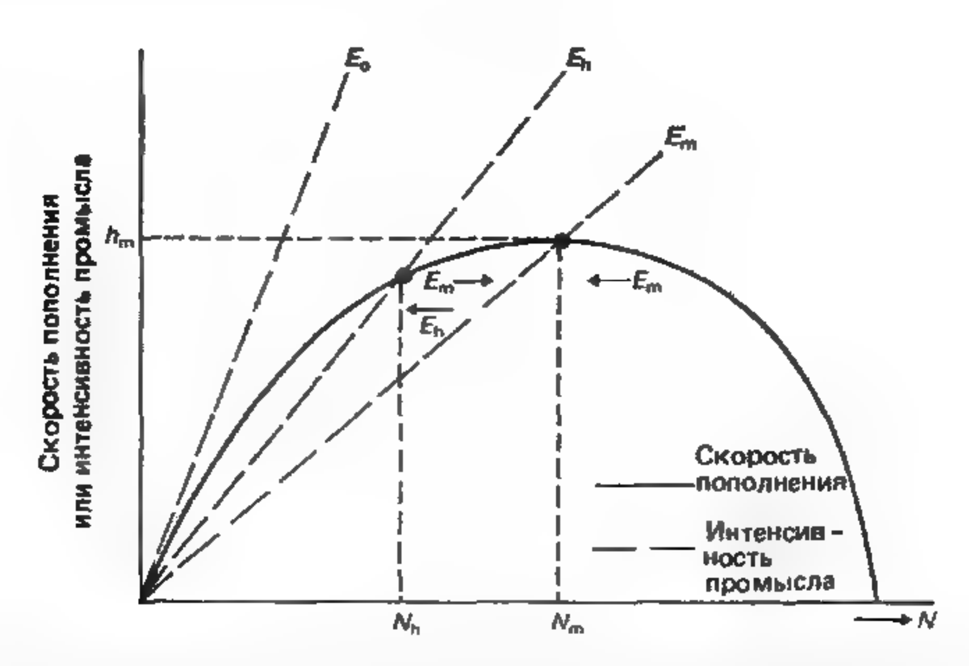


Рис. 10.16. Добыча при постоянном промысловом усилии. Кривые, стрелки и точки как на рис. 10.14. Максимально поддерживаемый урожай достигается при усилии E_m, которое при плотности N_m и урожае h_m приводит к устойчивому равновесию. При несколько большем усилии (E_h) как равновесная плотность, так и урожай, ниже, чем при E_m. Только при гораздо более высоком усилии (E_0) популяция уничтожается

Стратегией более безопасной, чем установление квоты МПУ, представляется выбор промыслового усилия, ведущего к МПУ (E_m). В данном случае в отличие от схемы на рис. 10.14, если плотность популяции падает ниже N_m, пополнение оказывается выше интенсивности промысла и популяция восстанавливается. На самом деле, чтобы довести популяцию до исчезновения (при E_0 на рис. 10.16), необходимо значительно превысить величину E_m. Однако вследствие того, что промысловое усилие постоянно, величина урожая меняется в зависимости от численности популяции. В частности всякий раз, когда численность популяции падает ниже N_m, урожай будет меньше МПУ. Соответствующей реакцией на это было бы небольшое снижение промыслового усилия или по крайней мере поддержание его на постоянном уровне, пока популяция восстанавливается. Понятной (хотя и неверной) была бы попытка компенсировать снижение урожая путем увеличения промыслового усилия. Это, однако, привело бы к дальнейшему снижению численности популяции (E_h на рис. 10.16); таким образом, нетрудно представить, что если по мере постоянного падения урожая неуклонно повышать промысловое усилие, то популяция будет уничтожена полностью.

Мы располагаем многочисленными примерами, когда промысловое усилие регулируется различными законодательными органами, несмотря на то, что последующего точного измерения и контроля не производится. Например, выдавая определенное число лицензий на отстрел, законодательные органы обычно оставляют действия охотников неконтролируемыми, а регулируя

численность и состав рыболовного флота, эти органы не учитывают колебания погоды. И тем не менее промысел чернохвостого оленя, вилорогой антилопы и оленя вапити контролируется путем выдачи ограниченного, но меняющегося числа охотничьих разрешений (Pojar, 1981). А при управлении значительными запасами тихоокеанского белокорого палтуса промысловое усилие ограничивают сезонными запретами и закрытыми зонами, хотя для выполнения этой работы требуется большое количество судов рыбоохранной службы (Pitcher, Hart, 1982).

10.8.4. Неустойчивость промышляемых популяций — несколько равновесных состояний

Многие промышляемые популяции имеют несколько равновесных состояний и подвержены драматическим, необратимым падениям численности.

Однако даже при регулировании промыслового усилия, промысел вблизи уровня *МПУ* может привести к подрыву численности. В малочисленных популяциях (рис. 10.17, *А*, приложение 10.3) скорость пополнения может быть чрезвычайно низкой, а в многочисленных популяциях (рис. 10.17, *Б*), возможно, в связи с расселением животных, может снижаться эффективность промысла. И в том, и в другом случае небольшое завышение величины E_m будет вести к чрезмерному использованию или даже к постепенному уничтожению популяции (рис. 10.17).

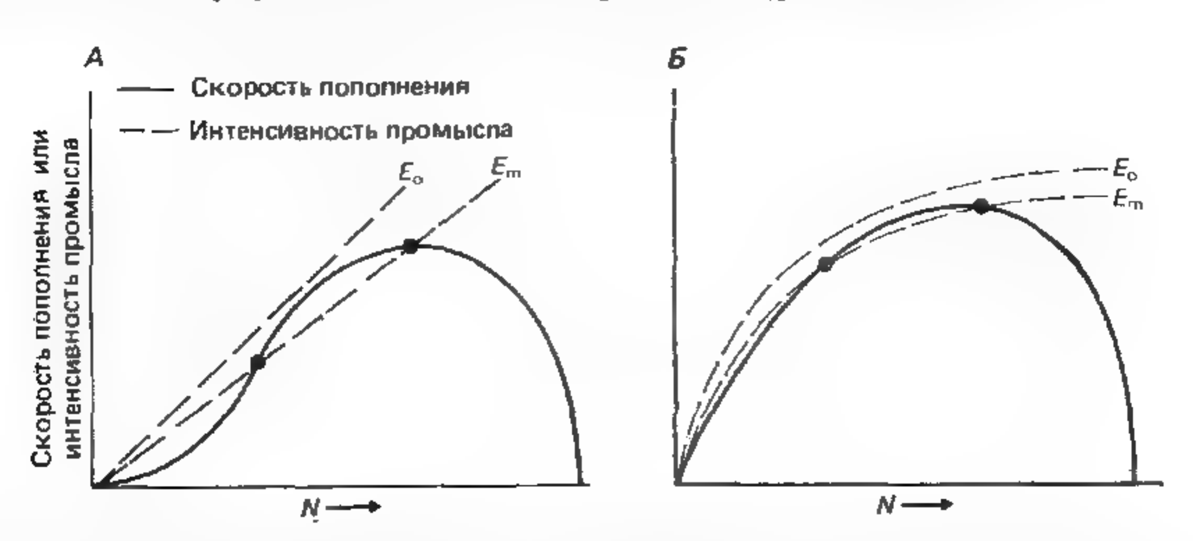


Рис. 10.17. Несколько равновесных состояний при промысле. *А*. Если при низкой плотности скорость пополнения популяции особенно низка, то промысловое усилие, при котором обеспечивается максимально поддерживаемый урожай (E_m), имеет не только состояние устойчивого равновесия, но также точку неустойчивого состояния при плотности, ниже которого численность популяции уменьшается до полного вымирания. Популяция также может быть полностью уничтожена при промысловом усилии (E_o), которое не намного больше, чем E_m. *Б*. Если эффективность промысла при высоких значениях плотности снижается, то все пояснения, относившиеся к рис. *А*, остаются в силе

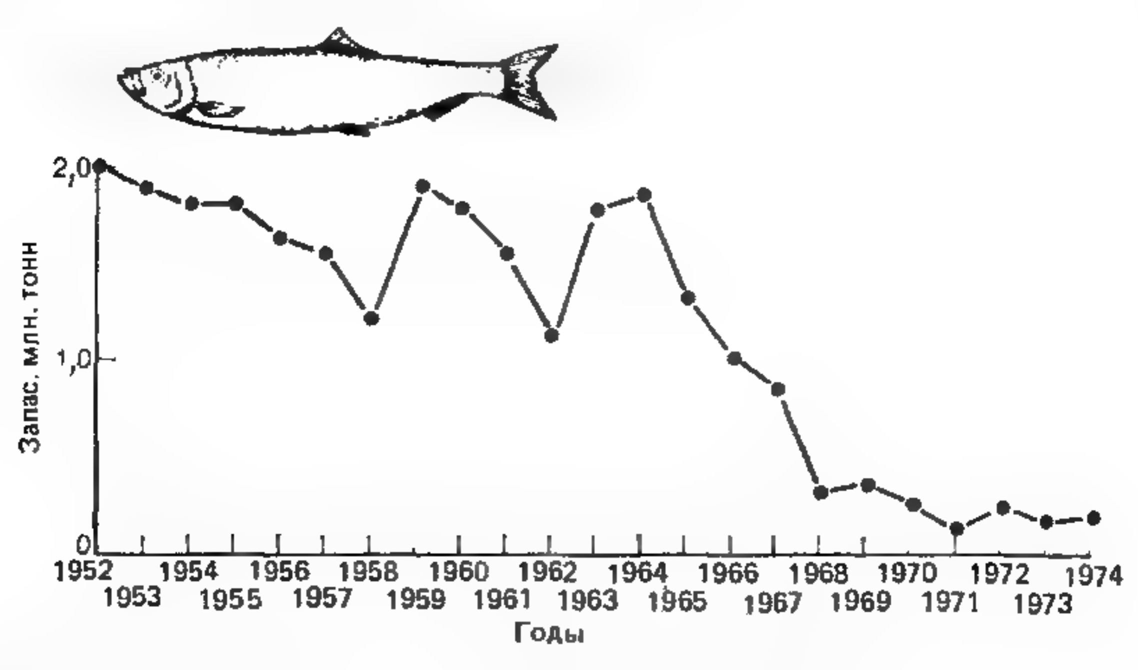


Рис. 10.18. Снижение запаса североморской сельди (оценен в миллионах тонн). (Из Iles, 1981.)

Ответы, подобные тем, что изображены на рис. 10.14, являются просто еще одной иллюстрацией «нескольких равновесных состояний». По мере того как квота или промысловое усилие постепенно возрастают от низкого уровня, равновесная численность популяции постепенно падает. Но как только квота превышает МПУ (рис. 10.14) или величина промыслового усилия превышает некоторое пороговое значение (рис. 10.17), ситуация резко меняется: единственным «равновесным состоянием» оказывается нулевая численность популяции и промышлять уже нечего. Заметим, что даже при фиксированной квоте на уровне ниже МПУ, существуют альтернативные равновесные состояния (h_1 на рис. 10.14). Пока плотность превышает величину, соответствующую нижнему равновесному состоянию, популяция будет стремиться к верхнему, устойчивому равновесию. Но если плотность падает ниже нижнего положения равновесия, то популяция будет вымирать.

Уже сейчас, к сожалению, мы располагаем рядом примеров резкого «падения» запасов, когда даже уменьшение промыслового усилия не привело к их восстановлению. Особенно отчетливо это проявилось при промысле сельдевых рыб, включая перуанского анчоуса, североморскую сельдь (рис. 10.18) и тихоокеанскую сардину (Murphy, 1977); резкое снижение наблюдалось также и при промысле некоторых тихоокеанских лососей (Peterman et al., 1979). Интересно, что в каждом из этих случаев предполагалось существование нескольких равновесных состояний подобно тому, как показано на рис. 10.17. Например, многие сельдевые особенно уязвимы для вылова при низкой плотности, потому что они образуют небольшое число крупных косяков, движущихся по постоянным путям миграций, которые

рыболовные суда могут прерывать (рис. 10.17, *Б*); а пополнение молоди у лососей при низкой плотности популяций оказывается низким из-за интенсивного выедания более крупными рыбами (рис. 10.17, *А*). Для специалистов, планирующих промысел, безусловно важно учитывать последствия существования нескольких равновесных состояний: резкие изменения в величине запаса могут произойти всего лишь из-за небольших изменений в промысловой стратегии или небольших изменений среды.

10.8.5. Промысел при регулируемом проценте изъятия и регулируемой остающейся численности популяции

Самой безопасной стратегией, которая реже всего применяется, является промысел при регулируемой остающейся численности популяции.

На рис. 10.16 удобно также проиллюстрировать третью стратегию промысла: изъятие постоянного процента особей из популяции. Очевидно, что эта стратегия безопасна в той же мере, как и стратегия с постоянным промысловым усилием.

Наконец, четвертый способ регулирования промысла заключается не в том, чтобы поддерживать постоянный урожай или усилие, или постоянный процент изъятия, а в том, чтобы оставлять постоянное количество не пойманных животных. Это наиболее безопасная для популяции стратегия, потому что она наиболее чувствительна к изменениям плотности. Но урожай и доход при этом колеблются даже больше, чем в случае использования стратегии с регулируемым усилием (или процентом изъятия); а когда численность популяции снижается ниже минимального уровня, промысел должен быть полностью прекращен. Кроме того, как при стратегии с регулируемой остающейся численностью, так и при регулируемом проценте изъятия должно быть достигнуто и внедрено переменное промысловое усилие, а численность популяции должна оцениваться в то время, которое позволяет соответствующим образом регулировать урожай и промысловое усилие.

Несмотря на эти практические трудности, все же существует много примеров, в которых регулируемый процент изъятия или регулируемая остающаяся численность являются по крайней мере *целью* управления. Например, в промысле копытных в Аризоне и Нью-Мексико годовая добыча пекари составляет 15%, а чернохвостого оленя — 17%; однако для видов с низкой скоростью естественного пополнения, таких, как пустынный толсторог, эта величина не превышает 2% (Van Dyne et al., 1980).

Стратегию с постоянной остающейся численностью лучше всего можно проиллюстрировать на довольно специальном, но очень широко распространенном примере получения урожая се-

мян у растений. Например, каждый год оставляют (т. е. «дают возможность избежать уничтожения») постоянное количество зерен пшеницы или семян капусты, для того чтобы посеять их в следующий сезон: образуется излишек, который затем изымается в виде урожая. Стратегия с постоянной остающейся численностью также обычно применяется в управлении промыслом определенных видов рыб, включая таких, как тихоокеанские лососи. Годовые уловы существенно колеблются и соответственно колеблются доходы рыбаков — но это, по-видимому, следует воспринимать как их неизбежную участь! (Clark, 1981).

10.8.6. Определяемая структура в промышляемой популяции: модели с объединенным динамическим фондом

В моделях с «объединенным динамическим фондом» (в отличие от моделей «избыточного урожая») учитывается структура популяции. — Эти модели могут быть простыми или сложными. — Стратегия промысла на основе моделей с объединенным динамическим фондом включает в себя дифференциацию промыслового усилия внутри популяции. — Сам промысел меняет структуру популяции. — Используя модели с объединенным динамическим фондом можно давать полезные рекомендации, но их все еще игнорируют.

Рассмотренные до сих пор простые модели промысла известны как модели «избыточного урожая». Они полезны для того, чтобы сформулировать некоторые основные принципы (такие, как МПУ) и они пригодны для изучения возможных последствий промысловых стратегий разного типа. Однако в них не учитывается популяционная структура и это является серьезным недостатком по двум причинам. Первая связана с тем, что «пополнение» в действительности является сложным процессом, включающим выживание взрослых особей, их плодовитость, выживание и рост молоди и т. д.; на каждую из этих характеристик могут по-своему влиять изменения плотности популяции и стратегии промысла. Вторая причина заключается в том, что в большинстве случаев промысловики интересуются только частью промышляемой популяции (например, детенышами тюленей, зрелыми деревьями или достаточно крупными рыбами, достигшими товарного размера). Подход, в котором предпринимается попытка учесть эти усложнения, включает в себя построение моделей, называемых моделями с «объединенным динамическим фондом».

Общая структура модели с объединенным динамическим фондом показана на рис. 10.19. В самом простом виде она не намного сложнее, чем модель избыточного урожая. Так, например, при создании первой классической модели с объединен-

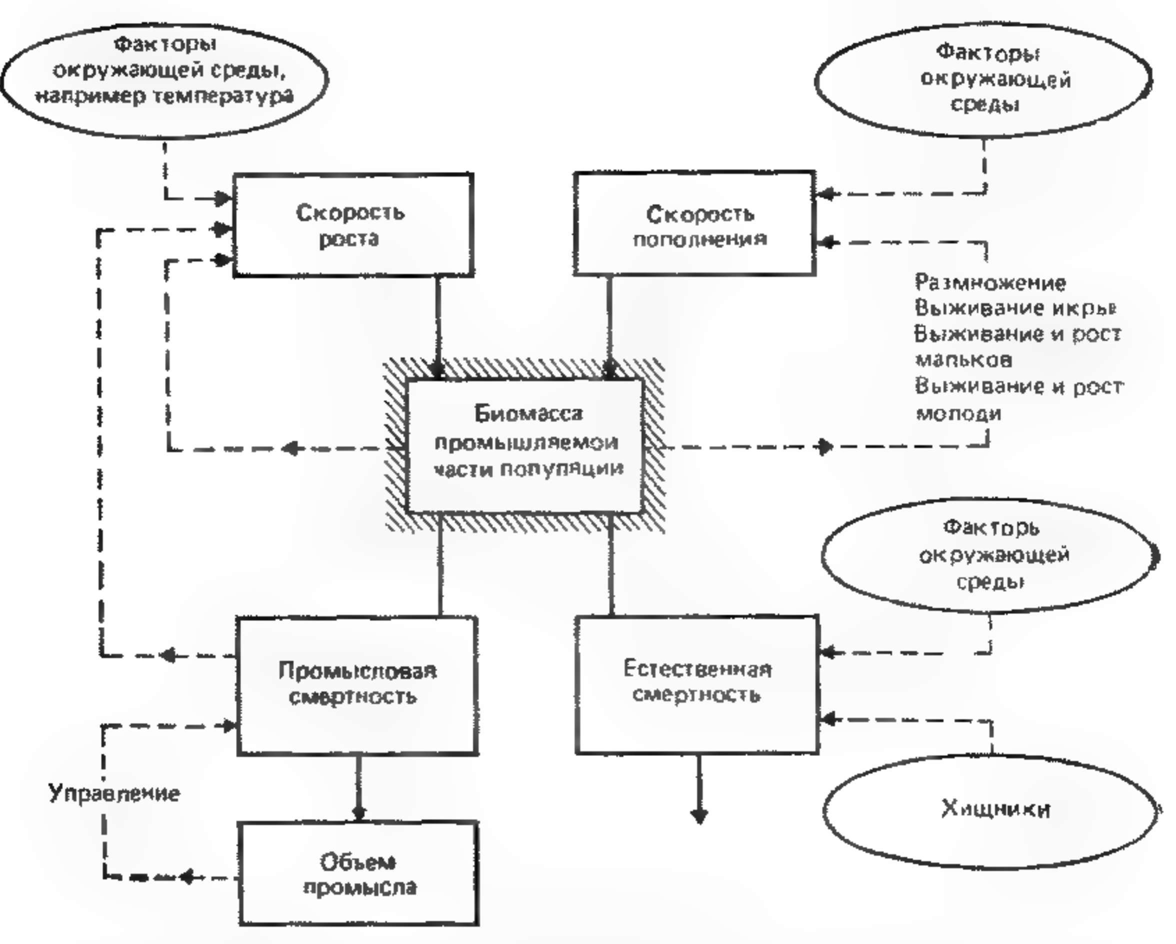


Рис. 10.19. Подход к промыслу и управлению рыбными ресурсами на основе объединенного фонда, изображенный в виде блок-схемы. В ее состав входят четыре основные «субмодели»: скорость роста особей и скорость пополнения популяции (которые добавляются к изымаемой биомассе), а также естественная смертность и промысловая смертность (за счет которых промышляемая биомасса уменьшается). Сплошные линии и стрелки относятся к изменениям биомассы в результате взаимодействия с этими субмоделями. Штриховыми линиями и стрелками показаны влияния или одной субмодели на другую, или уровня биомассы на субмодель, или факторов окружающей среды на субмодель. Каждая из этих субмоделей сама может быть разбита на более сложные и реалистичные системы. Урожай, изымаемый человеком, оценивается при различных режимах, которые характеризуются определенными значениями, введенными в субмодели. Эти значения могут быть получены теоретически (в таком случае они являются «предположениями») или из данных наблюдений. (С изменениями из Pitcher, Hart, 1982.)

ным динамическим фондом Бивертон и Холт (Beverton, Holt, 1957) сделали ряд простых допущений. Они предположили, что скорость пополнения постоянна, что как естественная, так и промысловая смертность постоянны, что оба вида смертности либо действуют на возрастной класс в полной мере, либо не действуют вовсе и что индивидуальный рост происходит в соответствии с теоретической зависимостью (кривая Берталанфи). Но при этом они учли два важных обстоятельства. Во-первых, получаемая при промысле биомасса зависит не только от числа пойманных особей, но также от их размеров (роста в *предшествующий период*); и, во-вторых, количество изымаемой (т. е. добываемой) биомассы зави-

сит не только от «чистого пополнеиия», но от определенного сочетания естественной смертности, промысловой смертности, индивидуального роста и пополнения в промышляемые возрастные классы.

Более современные модели с объединенным динамическим фоидом представляют собой развитие модели Бивертона—Холта в нескольких направлениях. Во-первых, оно заключается в том, что рост, естественная смертность, доступность для промысла и т. д. учитываются отдельно по каждому возрастиому классу. Например, пополнение промышляемой части популяции происходит не скачкообразно: в популяции существуют непромышляемые классы, разные категории слабо промышляемых возрастных классов и т. д. Во-вторых, в разных случаях в зависимости от того, насколько много или мало информации доступно или необходимо учесть, в модель вводятся четыре «субмодели» (роста, пополнения, естественной смертности и промысловой смертности). Таким образом, кривые роста были получены непосредственно из уловов (например, путем разделения рыб на возрастные группы в результате изучения чешуи или отолитов); а зависимость пополнения или естественной смертности от плотности вводилась в модель на основе предположений или (что до сих пор предпочтительнее) оценивалась на основе наблюдений в природных условиях.

Полный обзор современных моделей с объединенным динамическим фондом (наряду со стратегиями промысла в целом) сделан Питчером и Хартом (Pitcher, Hart, 1982). Основной подход остается одним и тем же. Доступиая информация (как теоретическая, так и эмпирическая) вводится в модель в форме, которая отражает динамику структурированной популяции. Такой подход позволяет затем оценить величину урожая и ответ популяции на разные стратегии промысла. Это в свою очередь дает возможность сформулировать рекомендации для организаторов промысла. Наиболее существенным моментом является то, что в случае подхода на основе объединенного динамического фонда стратегия промысла учитывает не только его интенсивность — она также включает решение о распределении промыслового усилия среди различных возрастных классов.

Как только определена структура популяции, становится понятным, что промысел, вероятно, приведет к ее изменениям; и если возрастные классы испытывают различное влияние промысла, то он определенно повлияет на возрастную структуру. Это можно видеть на примере популяции мясных мух, которых использовал в своей работе Николсон (табл. 10.2). По мере увеличения интенсивности изъятия взрослых особей их численность падает, но численность куколок (и личинок) растет. Напротив, когда Слободкин и Ричман (Slobodkin, Richman, 1956) увеличивали скорость изъятия самой младшей возрастной груп-

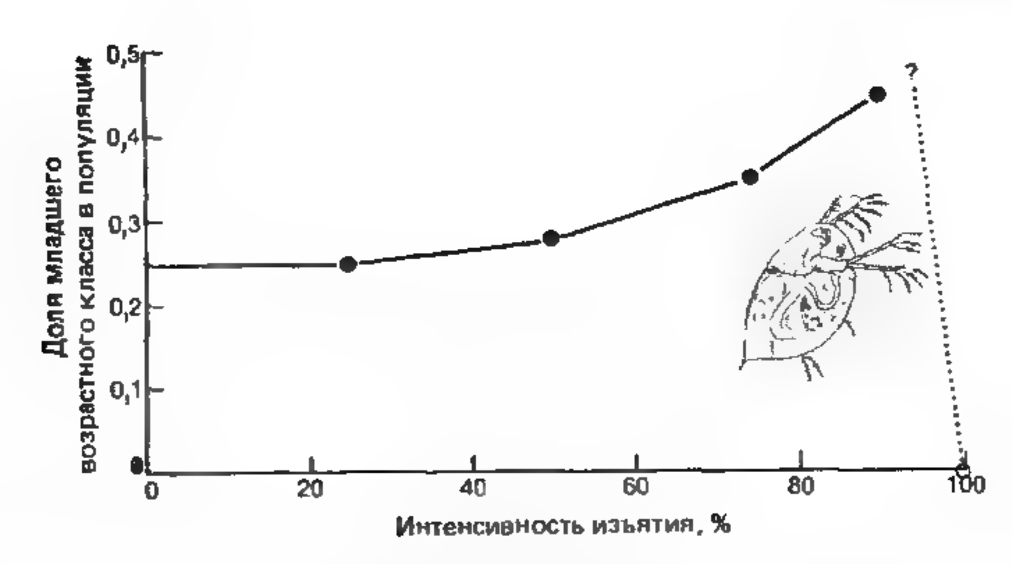


Рис. 10.20. По мере увеличения интенсивности изъятия особей из самого младшего возрастного класса экспериментальной популяции *Daphnia* доля этого класса в популяции растет. (По Slobodkin, Richman, 1956.)

пы в экспериментальной популяции дафний, доля особей этой группы в общей численности популяции постоянно росла (рис. 10.20). Следовательно, характер воздействия промысла на структуру популяции зависит от того, до какой степени различные процессы испытывают влияние уменьшения внутривидовой конкуренции. Эксплуатация популяции мясных мух ведет к возрастанию выживания молоди; у дафний, вероятно, наблюдалось резкое увеличение плодовитости взрослых особей.

Примером промышляемой популяции, для которой была разработана модель с объединенным динамическим фондом, может служить добыча трески в арктических водах и Норвежском море, в самом северном из атлантических стад (Garrod, Jones, 1974; см. также Pitcher, Hart, 1982). Гарро и Джонс (Garrod, Jones, 1974) на основе возрастной структуры популяции конца шестидесятых годов сделали прогноз влияния различной интенсивности промысла и разного размера ячеи трала на величину улова. Некоторые результаты моделирования показаны на рис. 10.21. Пик, появившийся примерно через 5 лет, явился результатом очень мощного годового класса 1969 г., отразившегося на численности всей популяции. В целом, однако, видно, что наиболее благоприятный долговременный прогноз получен при низкой интенсивности промысла и крупном размере ячеи. Оба эти обстоятельства создают для рыб наиболее благоприятные возможности вырасти (дать потомство и размножиться) прежде, чем они будут пойманы. Это существенно, потому что урожай оценивается по биомассе, а не просто по числу пойманных рыб. Было рассчитано, что более высокая интенсивность промысла и уменьшение размера ячеи до 130 мм приведут к переиспользованию запаса.

К сожалению, те, кто определяет стратегию рыбного промысла, проигнорировали четкие рекомендации Гарро и Джонса.

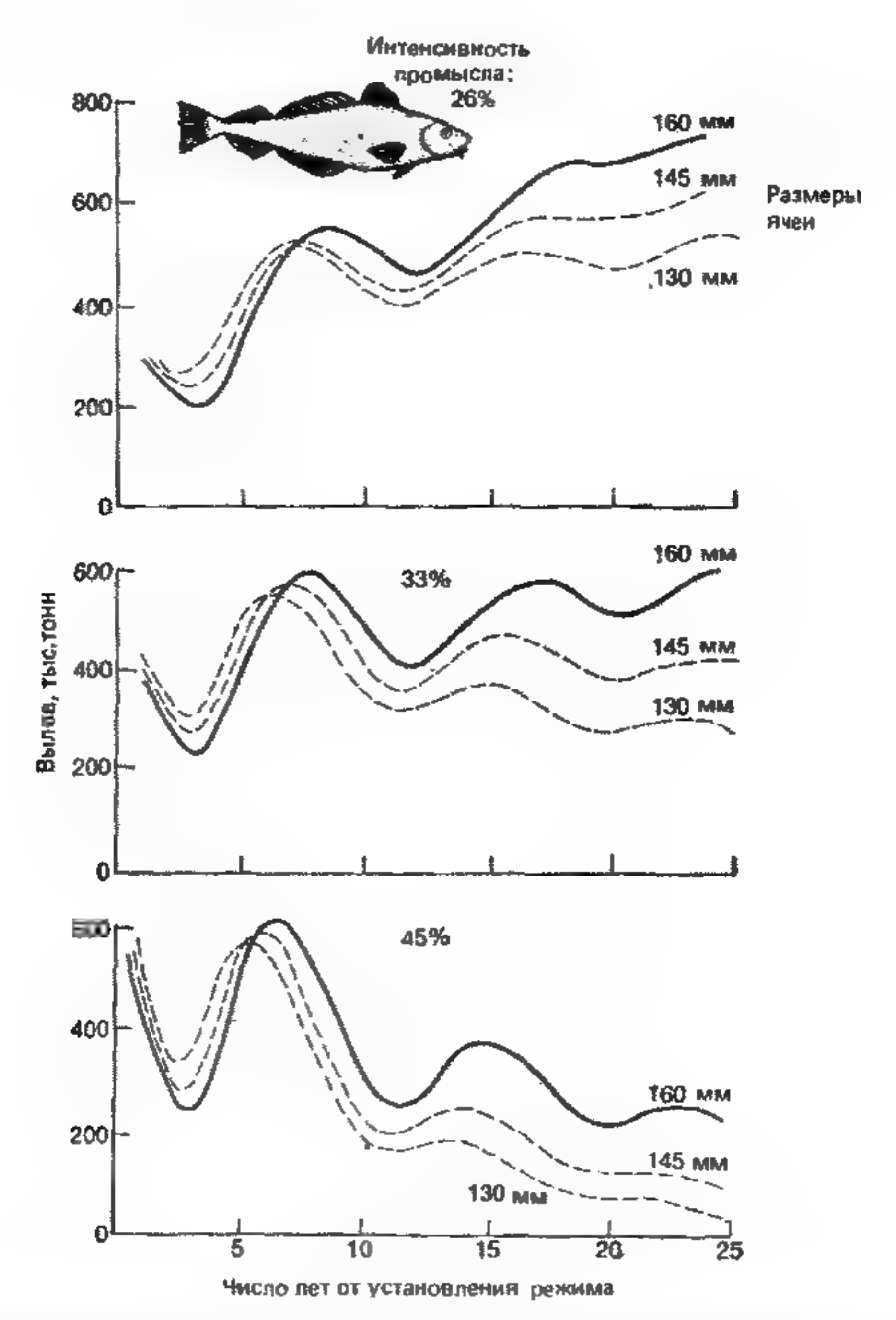


Рис. 10.21. Прогнозы Гарро и Джонса (Garrod, Jones, 1974) для стада сайки при трех режимах интенсивности промысла и трех размерах ячеи сети. (По Pitcher, Hart, 1982.)

Размеры ячеи не были изменены до 1979 г., а затем увеличены лишь со 120 до 125 мм. Интенсивность промысла никогда не опускалась ниже 45% и в конце семидесятых годов уловы составляли 900 000 т. Поэтому не удивительно, что по данным последних исследований 1980 г. это и другие стада трески в северной Атлантике в результате перелова серьезно пострадали. Работа Гарро и Джонса дает основания надеяться на пользу от применения моделей с объединенным динамическим фондом. Но реакция на эту работу была несколько менее обнадеживающей.

10.8.7. Заключение

Грамотный промысел требует грамотных экологов!

В заключение не лишне сказать несколько предостерегающих слов. На самом деле, как показывает пример с треской, существует много популяций, промысел которых научно или экологически не обоснован. Их промышляют, основываясь на фольклоре, догадках или явной жадности; и существует много других популяций, которые эксплуатируют без всякого управления или каких-либо ограничений. Примеров, когда действительно были успешно использованы модели промысла, сравнительно немного, а примеров, в которых собраны надежные данные, еще меньше. В случае рыбной ловли на реке, в отдаленных местах, доступ к которым затруднен, неограниченный промысел рыболовами или спортсменами может быть приемлем. Но для большинства промышляемых популяций гарантией (или хотя бы реалистическим прогнозом) ее существования в будущем может быть только детальное понимание и грамотное управление.

Конечно, возникает много случаев, в которых сама цель управления является предметом спора. Долговременные экологические и кратковременные экономические цели могут часто вступать в противоречие. Кроме того, при управлении лесным хозяйством, например, стратегия, направленная на получение высокого урожая (поддержание одной популяции с высокой скоростью роста), в принципе отличается от стратегии, преследующей эстетические и рекреационные цели (смешанный лес из зрелых деревьев в состоянии, близком к равновесному). Однако, если существуют противоречия, которые должны быть разрешены, то в таком случае еще более необходим твердый фундамент знаний.

Многие природные промышляемые популяции либо приближаются к краю гибели, либо уже перешли через этот край. Большинство из них изучены крайне недостаточно. Теория промысла обычно опережает накопление эмпирических данных; но и сама теория все еще сталкивается со многими обескураживающими трудностями. Политики, экономисты и сами рыбаки и охотники, все они будут играть свою роль, если промысел этих популяций будет продолжаться. Но в конечном счете существенно то, что контролируемый и устойчивый промысел будет зависеть от прогресса, которого экологи достигнут в будущем.

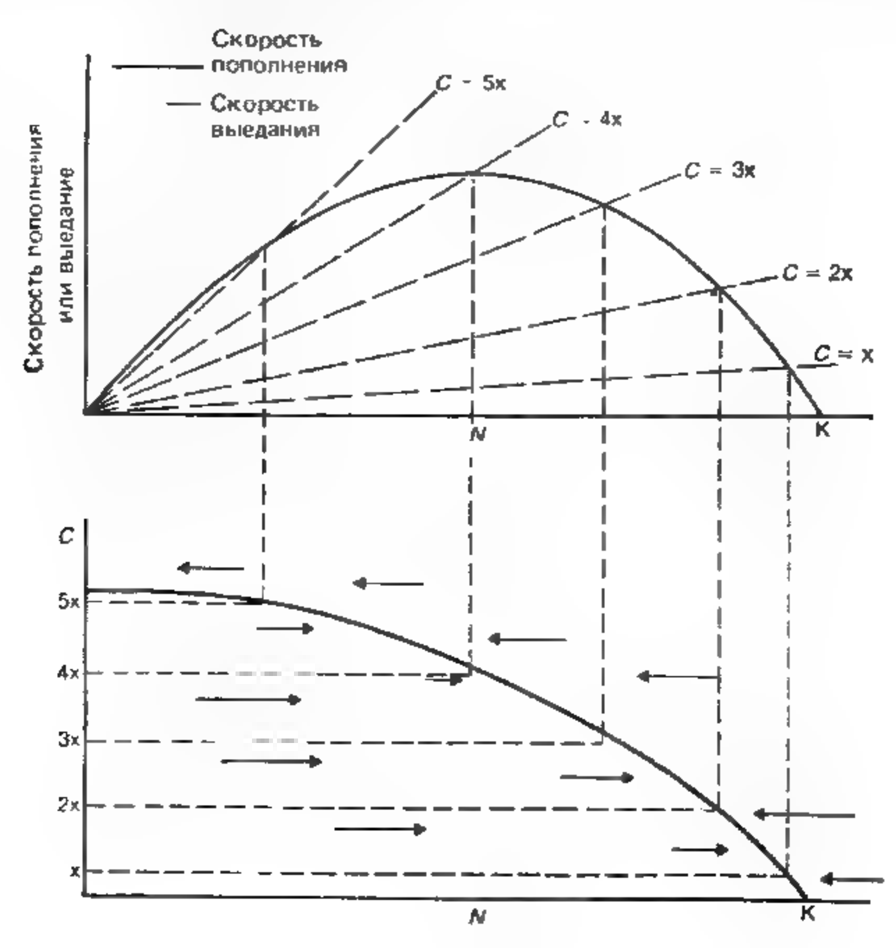
Приложения

Приложение 10.1

Сплошной линией на верхнем рисунке показано изменение интенсивности пополнения популяции жертвы или продукции

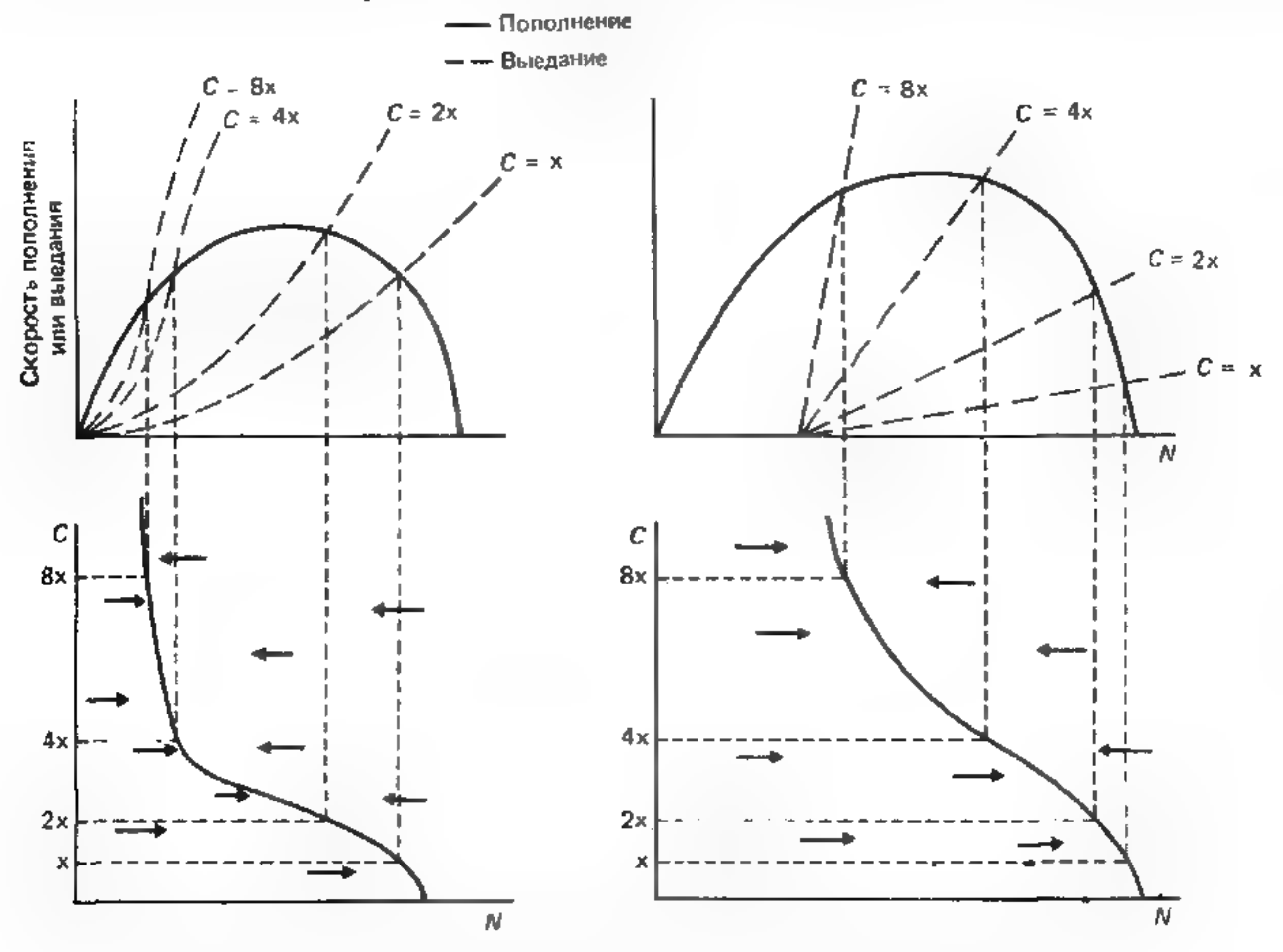
растений в зависимости от плотности (см. гл. 6). Штриховыми линиями на том же рисунке изображено изъятие или выедание жертвы хищниками. В этом простейшем случае не делается различия между функциональными ответами типа 1, 2 и 3 (разд. 8.5): предполагается, что скорость питания отдельных хищников в приемлемом диапазоне значений плотности возрастает линейно. Семейство линий получено потому, что общая скорость выедания зависит от плотности популяции хищника: штриховыми линиями с возрастающим наклоном показана возрастающая плотность хищников.

В точках пересечения кривых выедания и пополнения чистая скорость роста популяции жертвы равна нулю (выедание равно пополнению). Каждая из этих точек характеризуется величинами плотности жертвы и хищника, и эти пары значений плотности, располагаясь на изоклине жертвы, характеризуют, таким образом, объединенные популяции. По этим точкам была построена изоклина для жертвы, приведенная на нижнем рисунке (и на рис. 10.7): ее форма характерна для самоограничивающейся популяции жертвы и приблизительно линейного функционального ответа. Стрелками на нижнем рисунке показано направление изменения численности жертвы.



Приложение 10.2

Эти графики сходны с графиками, приведенными в приложении 10.1, но в данном случае общая скорость выедания при низкой плотности жертвы мала (*слева*) или равна нулю (*справа*)

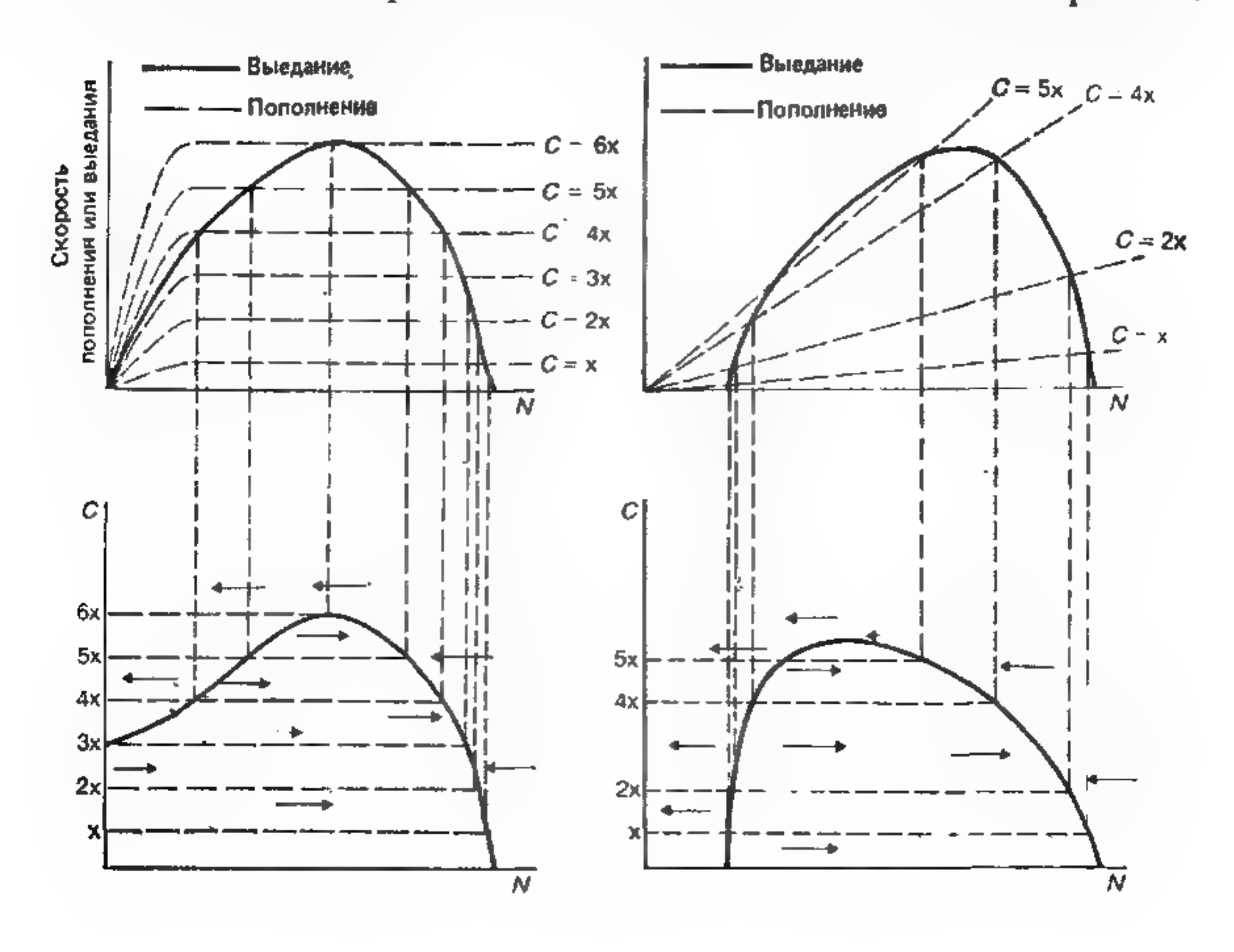


независимо от численности хищника. В результате при низких значениях плотности изоклина жертвы направлена вертикально.

Приложение 10.3

Рисунки в этом приложении аналогичны тем, которые приведены в приложениях 10.1 и 10.2. На графиках слева показаны эффекты функционального ответа типа 2, при котором скорость потребления выходит на плато при плотности жертвы гораздо ниже K_N. Это означает, что при промежуточных значениях плотности хищника кривые выедания дважды пересекают кривую пополнения, в результате чего получается колоколообразная изоклина жертвы. Справа показаны эффекты, возникающие в том случае, когда при самой низкой плотности популяции жертвы скорость ее пополнения очень низка или даже равна нулю. Это может происходить, например, из-за трудностей при обнаружении полового партнера или из-за необходимости объединяться в группы, для того чтобы добывать пропитание; эти явления из-

вестны под названием «эффект Олли» (Allee, 1931). И в этом случае кривые выедания дважды пересекают кривую пополнения и изоклина жертвы снова оказывается колоколообразной.



Глава 11
Редуценты и детритофаги

11.1. Введение

Деструкторы и детритофаги не контролируют запасы своих ресурсов: их связь с ресурсами можно определить как контролируемую донором. — Что такое разложение. — Ресурсами для детритофагов часто служат отмершие части унитарных организмов.

Когда растения и животные погибают, их тела становятся ресурсом для других организмов. Конечно, в известном смысле все консументы существуют за счет мертвого материала — плотоядные животные ловят и убивают свою жертву, а зеленый лист, оборванный травоядным животным, становится мертвым, как только начинается переваривание. Основное различие между организмами, которых мы будем рассматривать в этой главе и такими организмами, как растительноядные, плотоядные и паразиты заключается в том, что хищники и паразиты непосредственно влияют на скорость продуцирования своих пищевых ресурсов. И охотящиеся на газелей львы, и питающиеся травой газели, и пораженные ржавчинными грибами злаки — все они в результате потребления ресурса нарушают его способность воспроизводить самого себя (увеличивать число газелей или массу травы). Вместе с тем некоторые категории мутуалистов могут увеличивать запас ресурса, который ему обеспечивает партнер (гл. 13). В отличие от этих групп организмов редуценты (бактерии и грибы) и детритофаги (животные, потребляющие мертвый материал) не контролируют скорость, с которой их ресурсы становятся доступными или возобновляются; они полностью зависят от скорости, с которой какой-нибудь другой фактор (старение, болезни, борьба, затенение листьев деревьями) высвобождает ресурс, обеспечивающий их жизнедеятельность.

Математически мы можем выразить эти воздействия на скорость возобновления ресурса (R) следующим образом. Для плотоядных, растительноядных и паразитов:

$$\frac{dR}{dt} = F(R) - a \cdot P,$$

где $F(R)$ — функция количества ресурса R, P — численность хищников и a — показатель эффективности, с которой особи находят и добывают свою пищу.

Для мутуалистов:

$$\frac{dR}{dt} = F(R) + \delta \cdot M,$$

где M — численность мутуалистов, а δ — показатель, характеризующий благоприятное воздействие, которое оказывают отдельные мутуалисты на изменение доступности ресурсов их партнерам.

Для редуцентов и детритофагов:

$$\frac{dR}{dt} = F(R). \qquad (11.1)$$

В этом случае нет члена, включающего консументов, потому что они не влияют непосредственно на скорость изменения доступности ресурсов.

Пимм (Pimm, 1982) описывает связь между редуцентами или детритофагами и их пищей как связь, *контролируемую донором:* донор (жертва) контролирует плотность реципиента (хищника), но не наоборот. Модели контролируемых донором взаимодействий по ряду признаков отличаются от традиционных моделей взаимодействий типа хищник—жертва Лотки—Вольтерры (гл. 10). Одно из важных отличий состоит в том, что как полагают, взаимодействующие группы видов, для которых характерна контролируемая донором динамика, особенно устойчивы и, далее, что эта устойчивость фактически не зависит от увеличения видового разнообразия и сложности пищевой сети или даже возрастает. Эта ситуация совершенно противоположна той, в которой применима модель Лотки—Вольтерры. Подробнее эти важные вопросы, касающиеся сложности пищевой сети и устойчивости сообщества, мы обсудим в гл. 21.

Уравнение 11.1 показывает, что между популяцией консумента и ресурсом нет непосредственной обратной связи. Тем не менее можно наблюдать косвенное влияние, например, через высвобождение питательных веществ из разрушающейся лесной подстилки, в конечном счете влияющее на скорость, с которой деревья образуют подстилку. В самом деле, именно в процессе регенерации питательных веществ редуценты и детритофаги играют наиболее значительную роль.

Включение неорганических биогенных элементов в состав органического вещества называют *фиксацией* этих элементов; такая фиксация в первую очередь происходит в процессе роста зеленых растений. Напротив, разложение включает высвобождение энергии и *минерализацию* химических веществ, т. е. превращение веществ из органической в неорганическую форму. Разложением называют постепенное разрушение мертвого органического материала, которое осуществляется с помощью физических факторов и биологических агентов. Оно достигает куль-

минационного момента, когда сложные богатые энергией молекулы разрушаются консументами (редуцентами и детритофагами), превращаясь в двуокись углерода, воду и другие неорганические соединения. Некоторые из химических элементов будут на время упрятаны в составе тела организмов-редуцентов, а энергия, содержащаяся в органическом веществе, будет использована для совершения работы и в конце концов утратится в виде тепла. В конечном счете связывание солнечной энергии в процессе фотосинтеза и фиксации минеральных элементов в живом веществе уравновешено потерями энергии в виде тепла и распадом органического вещества при минерализации. Таким образом, любая молекула питательного вещества может последовательно фиксироваться и минерализоваться в повторяющихся циклических перемещениях вещества. О роли, которую редуценты и детритофаги играют в потоках энергии и вещества на уровне сообщества, речь пойдет в гл. 17. Здесь же будет дано лишь общее представление об организмах, участвующих в этих процессах, и подробно рассмотрены способы использования ими своих пищевых ресурсов.

Ресурсами для редуцентов и детритофагов служат не только тела погибших животных и растений. На протяжении своей жизни животные и растения непрерывно образуют мертвый органический материал, который кому-то может служить основным ресурсом для обеспечения своей жизнедеятельности. По мере развития и роста унитарные организмы сбрасывают отмершие части тела: членистоногие — личиночные покровы; змеи — старую кожу; другие позвоночные — кожу, волосы, перья и рога. С этими сброшенными частями часто связаны организмы, специализирующиеся на их потреблении. Среди грибов существуют редуценты, которые специализируются на перьях и рогах, а среди членистоногих — животные, специализирующиеся на шелушащейся коже. Кожа человека служит ресурсом для обитающих в домах клещей, которые представляют серьезную проблему для многих больных астмой.

Постоянное сбрасывание отмерших частей еще более характерно для модулярных организмов. В колонии гидроида или коралла более старые полипы отмирают и разрушаются, тогда как другие части той же колонии продолжают образовывать новые полипы. У большинства растений старые листья опадают и взамен их появляются новые; сезонное образование подстилки в лесу является наиболее эффективным из всех процессов образования ресурсов питания для редуцентов и детритофагов, но продуценты при этом не гибнут. Кроме того, у высших растений постоянно слущиваются клетки с корневых чехликов, а клетки коры корня отмирают по мере прорастания корней сквозь почву. Этот источник органического вещества формирует чрезвычайно богатую пищевыми ресурсами *ризосферу*. Ткани растений обыч-

но неплотные, и растворимые сахара и азотистые соединения становятся доступными на поверхности листьев, поддерживая рост бактерий и грибов, образующих филлосферу.

Наконец, экскременты животных независимо от того выделены ли они детритофагами, фитофагами, истинными хищниками или паразитами становятся впоследствии ресурсом для редуцентов и детритофагов. Экскременты состоят из мертвого органического материала, который по своему химическому составу сходен с пищей, потребленной выделившим экскременты животным.

Оставшаяся часть этой главы состоит из двух разделов. В разд. 11.2 приводятся характеристики «действующих лиц» в пьесе «Разрушение» и оценивается относительная роль бактерий и грибов, с одной стороны, и детритофагов — с другой. Затем, в разд. 11.3 мы в свою очередь займемся проблемами и процессами, связанными с потреблением детритофагами растительного детрита, экскрементов и падали.

11.2. Организмы

11.2.1. Редуценты: бактерии и грибы

Бактерии и грибы первыми заселяют только что появившийся мертвый органический материал. — Деструкторы в быту и промышленности. — Аэробные и анаэробные деструкторы в природе. — После начальной фазы разложение более устойчивых тканей замедляется. — В природе наблюдается последовательная смена микроорганизмов-деструкторов. — Большая часть видов микроорганизмов-деструкторов характеризуется сравнительно высокой специализацией.

Если животные-падальщики не используют мертвые органические остатки сразу, то процесс их разрушения обычно начинается с заселения бактериями и грибами. Одновременно происходят и другие изменения: ферменты в мертвых тканях начинают их автолиз, расщепляя углеводы и белки до более простых растворимых соединений. Мертвый материал может размываться дождями или, в водной среде, терять минеральные и растворимые органические компоненты по мере того, как они переходят в раствор.

Споры бактерий и грибов присутствуют повсюду, в воздухе и в воде и обычно находятся на поверхности (а часто и внутри) тел животных и растений до того, как они погибнут. Как правило, они первыми наряду с некротрофными паразитами (см. гл. 12) получают доступ к ресурсу. Эти первые поселенцы стремятся использовать растворимые вещества, главным образом

аминокислоты и сахара, которые диффундируют свободно. Бактерии и грибы не имеют ряда ферментов, необходимых для переваривания структурных материалов, таких, как целлюлоза, лигнин, хитин и кератин. Многие виды *Penicillum, Mucor* и *Rhizopus*, так называемые «сахарные грибы», быстро растут на ранних этапах разложения; как и для бактерий со сходной оппортунистической физиологией, для них характерны вспышки обилия на недавно погибших трупах. По мере использования легко доступных пищевых ресурсов численность популяций оппортунистов резко сокращается; однако остается большое количество спор, из которых, если станет доступен новый источник органических остатков, возникает новая популяция этих организмов с последующей вспышкой численности. Эти организмы называют видами-оппортунистами, для которых характерна «*r*-стратегия», среди редуцентов (см. гл. 14) и обычно сравнивают с «бродягами» или даже с «отпетыми бродягами»; речь об этом шла в гл. 5, когда мы рассматривали вопросы о расселении птиц, обитающих на островах (с. 248, 249, 250).

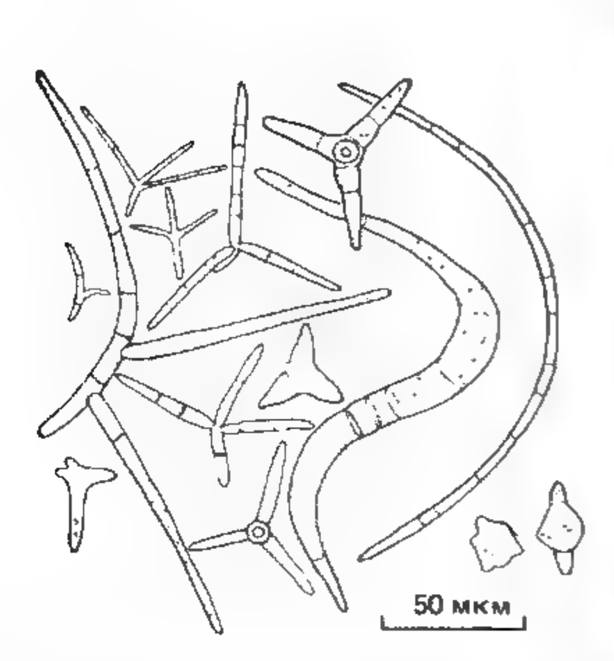
С ранними стадиями процесса разложения мы можем столкнуться дома, используются они и в промышленности.

а) Первыми поселенцами на прокисшем хлебе становятся оппортунистические грибы, такие, как *Penicillium* и *Mucor*, развивающиеся на крахмале и сахаре.

б) Цветочный нектар раньше всех заселяют, как правило, дрожжи (простые сахаромицеты), они могут распространяться на зрелые плоды или давать вспашку численности в соках, в результате чего получаются хорошо известные продукты брожения — вино и пиво.

в) Приготовление силоса из зеленой массы для его хранения в качестве корма скоту или квашеной капусты зависит от первых вселенцев, которые метаболизируют растворенные или легко растворимые углеводы. В этом процессе участвуют бактерии, главным образом молочнокислые, которые при анаэробном брожении потребляют растворенные сахара и образуют органические кислоты (в основном молочную кислоту). В кислой среде в результате снижения pH ниже уровня, при котором активны другие редуценты, растительная масса «заквашивается».

г) Растения, которые используют в качестве источника волокон (например, лен и джут), «вымачивают»; в процессе вымачивания микробы, разлагая остатки мягких растительных тканей, освобождают от них волокна. Этот процесс осуществляется в первую очередь бактериями, которые проникают через поврежденные участки и размножаются в мягких легко распадающихся камбиальных тканях, разрушая пектиновые и гемицеллюлозные оболочки клеток, еще не укрепленные целлюлозой и лигнином. Здесь снова в качестве первичных редуцентов выступают простые оппортунистические организмы.



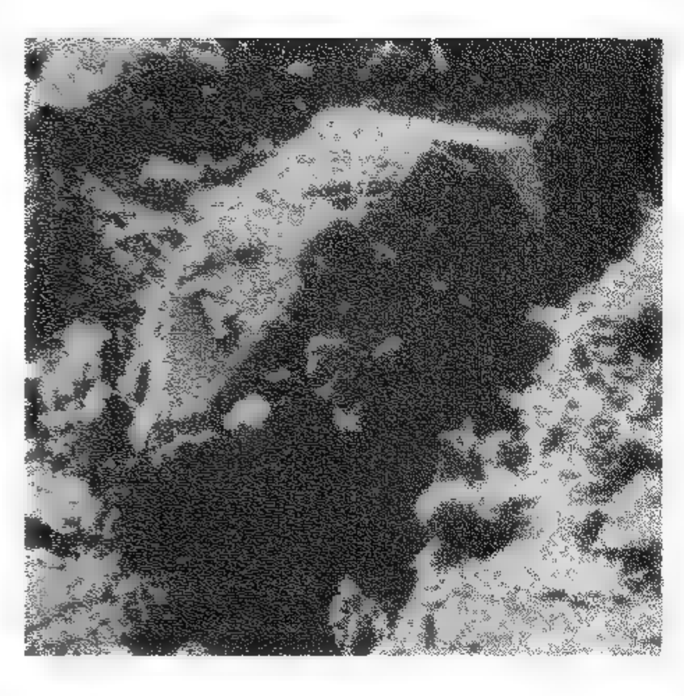


Рис. 11.1. *Слева.* Споры (конидии) водных гифомицетов из речной пены (по Webster, 1970). *Справа:* Кристаллик кварца в почве, заселенный палочковидными бактериями (из Rovria, Campbell, 1974)

В природе, как и в различных промышленных и бытовых процессах, активность первых вселенцев определяется метаболизмом сахаров и в значительной степени зависит от аэрации. При свободном доступе кислорода растущие микроорганизмы разлагают сахара до двуокиси углерода. В анаэробных условиях брожение приводит к неполному разложению сахаров с образованием таких продуктов, как спирт и органические кислоты, которые изменяют среду для последующих вселенцев. В частности снижение pH вследствие образования кислот способствует развитию грибов и подавляет бактериальную активность.

Какой вид первым поселится на только что появившемся мертвом материале, в значительной степени зависит от случая, но в некоторых местообитаниях встречаются специализированные организмы, свойства которых повышают их шансы первыми заселять источники органического вещества. Растительный опад, попадающий в ручьи или пруды, часто заселяют водные грибы (например, Hyphomycetes), имеющие споры с клейкими кончиками (рис. 11.1, *A*) и часто необычную форму, которая, по-видимому, существенно повышает возможность того, что споры попадут на упавшие листья и приклеются к ним. Они могут распространяться, разрастаясь внутри тканей от одной клетки к другой (рис. 11.2).

После заселения мертвого органического материала грибами и бактериями, разлагающими сахара и, возможно, также после вымывания дождем или в воде оставшиеся вещества выделяются не так легко и гораздо более устойчивы к воздействию организмов. В общем основные компоненты мертвого органиче-

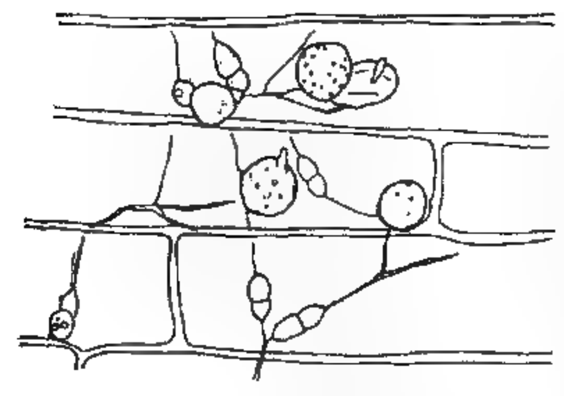
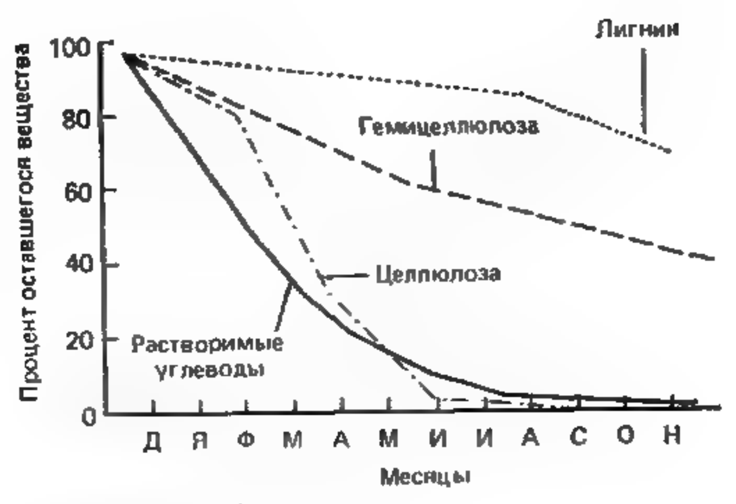


Рис. 11.2. Микориза водного гриба *Cladochytrium replicatum* в эпидермисе водного растения. Округлые тельца — зооспорангии. (Из Webster, 1970.)

ского материала в порядке возрастания устойчивости к разложению можно расположить следующим образом: сахара < (менее устойчивы чем) крахмал < гемицеллюлозы < < пектины и белки < целлюлоза < < лигнины < суберины < кутины. Из этого следует, что процесс разрушения после быстрого расщепления сахаров начинает протекать медленнее и в него вовлекаются микроорганизмы, специализирующиеся на целлюлозе и лигнинах и разрушающие более сложные белки, суберины (пробку) и кутикулу. Эти соединения представляют собой структурные компоненты и их разрушение и метаболизм зависят от очень тесного контакта с редуцентом (большинство целлюлаз — это поверхностные ферменты, для работы которых необходим физический контакт между организмом-редуцентом и его питательным субстратом). Процессы разложения могут при этом зависеть от скорости, с которой гифы грибов проникают из клетки в клетку через оболочки, содержащие лигнин. Грибы, разлагающие древесину, можно подразделить на две основные категории специализированных редуцентов: бурая гниль, которая может разрушать целлюлозу, но оставляет содержащее преимущественно лигнин бурое вещество, и белая гниль, которая разрушает в основном лигнин и оставляет белую целлюлозу.

Организмы, способные воздействовать на все более устойчивые соединения, образуют естественную последовательность, которая начинается с простых грибов, разлагающих сахар (в основном фикомицеты и несовершенные грибы), за ними обычно следуют грибы, имеющие перегородки (аскомицеты, базидиомицеты и актиномицеты), которые растут медленнее, не так широко распространяют споры, имеют тесный контакт с субстратом и более специализированный обмен веществ (Pugh, 1980). Разнообразие микрофлоры, разрушающей листовой опад, имеет тенденцию снижаться, по мере того как все меньшее число более специализированных видов разрушает оставшиеся наиболее устойчивые компоненты. Пример последовательности грибов, участвующих в разложении листового опада, приводится в гл. 16 (разд. 16.4.3).

В ходе сукцессии состав разлагающегося органического вещества меняется; на самом деле эти изменения определяют в основном ход сукцессии. На рис. 11.3 на примере разложения опавших листьев дуба в лесной подстилке и в небольшом ручье, протекающем в этом лесу, показано изменение состава мертвого



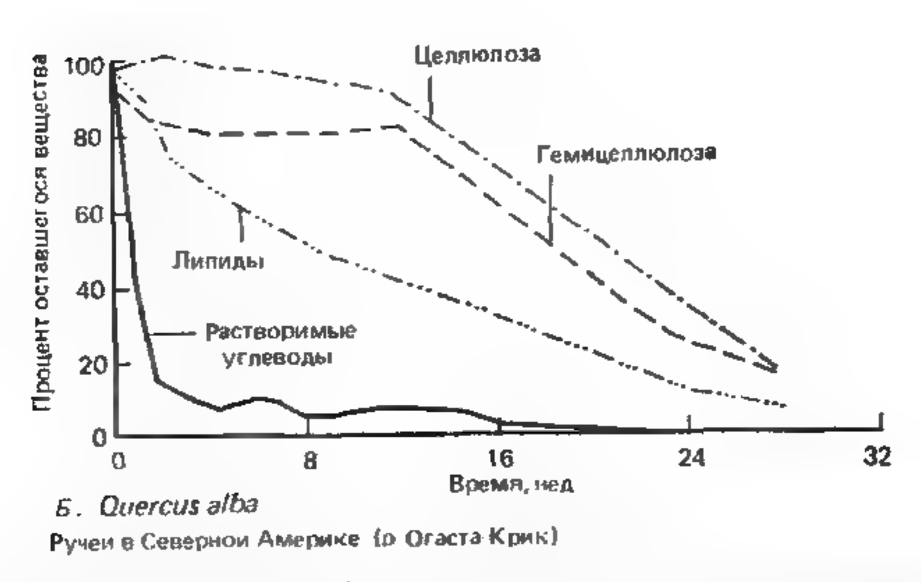


Рис. 11.3. Изменения в составе дубового листового опада при его разложении в резко различающихся условиях. *А*. Разложение листьев *Quercus cerris* в лесной подстилке в Венгрии в течение года. *Б*. Разложение листьев *Quercus alba* в небольшом ручье в Северной Америке в течение 28 нед эксперимента. Количества веществ выражены в процентах от исходных количеств. (Соответственно из Toth et al., 1975 и Suberkropp et al., 1976.)

органического вещества. В обоих случаях картина удивительно схожа. Растворимые углеводы быстро исчезают в основном за счет вымывания (относительно более интенсивного в ручье). Количество устойчивых целлюлозных и гемицеллюлозных структурных компонентов благодаря ферментативному разложению уменьшается, но это уменьшение происходит медленнее, а содержание лигнина (определялось только для лесной подстилки) снижается медленнее всего. Липиды (измерялись только в ручье) разлагаются с промежуточной скоростью.

Отдельные виды редуцентов в микрофлоре оказываются не очень гибкими в биохимическом смысле: большинство из них справляется только с ограниченным набором веществ. Для того

чтобы разложить структурно и химически сложные ткани растений или трупы животных, должны быть вовлечены различные типы редуцентов. Полное разложение мертвого растительного и животного органического материала могут выполнить различные комплексы редуцентов, состоящие из бактерий и грибов; в природе эти организмы редко действуют порознь; если бы это было так, то процесс разложения протекал бы гораздо медленнее. Основным фактором, тормозящим разложение органических остатков растений, является наличие у них прочных клеточных структур — редуценты, проникающие в трупы животных, сталкиваются с гораздо меньшими препятствиями. Процесс разложения растений резко ускоряется под влиянием любой активности, которая ведет к размельчению и дроблению тканей. Так, пережевывание мертвого материала детритофагами делает доступным содержимое клеток и их оболочки для воздействия микроорганизмов.

11.2.2. Детритофаги и специализированные животные, питающиеся микробами

Специализированные микроорганизмы, питающиеся бактериями и грибами. – Большинство детритофагов питаются как детритом, так и микроскопическими растениями. — Наземных детритофагов обычно классифицируют в соответствии с их размерами. — Важная роль дождевых червей. — Относительная роль микро-, мезо- и макрофауны варьирует в зависимости от географической широты местности. — Сообщества наземных детритофагов зависят от влажности местообитаний. — Водных детритофагов обычно классифицируют в соответствии с их функциональной ролью. – Сообщества с доминирующими детритофагами.

Животные, питающиеся микроорганизмами, действуют вместе с детритофагами; отделить одну группу от другой довольно трудно. Эти животные имеют небольшие размеры и специализируются на питании микрофлорой; они способны поедать бактерии и грибы, но не сам детрит. Для того чтобы использовать в пищу две главные группы микрофлоры, необходимы совсем разные способы питания, что связано главным образом с различиями в характере их роста. Бактерии (и дрожжи) образуют колонии, которые возникают в результате деления отдельных клеток; колонии обычно располагаются на поверхности мелких частиц (рис. 11.1, *Б*). Консументы, специализирующиеся на потреблении бактерий, неизбежно оказываются очень мелкими; к ним относятся свободноживущие простейшие, такие, как амебы, обитающие не только в почве, но и в воде, и почвенные нематоды *Pelodera*, которые не поедают частицы мертвого ве-

щества целиком, а питаются среди них, поедая с их поверхности бактерий. В отличие от бактерий, грибы образуют сильно ветвящиеся нитевидные гифы, которые у многих видов способны проникать внутрь органического материала. Некоторые организмы, специализированные на питании грибами, имеют колюще-сосущие ротовые части — стилеты (например, нематода *Ditylenchus*), которыми они прокалывают отдельные гифы. Однако многие питающиеся грибами животные поедают гифы целиком. В некоторых случаях между животными, питающимися грибами (жуками, муравьями, термитами), и этими видами грибов существуют тесные мутуалистические отношения. Подобные примеры мутуализма обсуждаются в гл. 13. Обратите внимание на то, что питающиеся грибами животные потребляют живые ресурсы и их динамику нельзя считать контролируемой донором (с. 524).

Чем крупнее животное, тем в меньшей степени оно способно различать при питании микрофлору и растительный или животный детрит, на котором обитают микроорганизмы. Фактически, большинство детритоядных животных, участвующих в разложении мертвого органического материала, относятся к всеядным консументам, потребляющим как собственно детрит, так и связанную с ним микрофлору.

Беспозвоночные, которые принимают участие в разложении мертвого растительного и животного материала, принадлежат к самым разнообразным таксономическим группам. В наземных биотопах их обычно разделяют по размерным группам. Размеры — это не просто произвольно выбранный признак для классификации; размеры являются важной характеристикой организмов, которым приходится добираться до пищевых ресурсов, выкапывая норы или проползая в щели и ходы в листовой подстилке или почве. В состав *микрофауны* (включая специализированных животных, питающихся микроорганизмами) входят простейшие, нематоды и коловратки (рис. 11.4). К основным группам *мезофауны* (животные с шириной тела от 100 мкм до 2 мм) относятся почвенные клещи (Acari), ногохвостки (Collembola) и энхитреиды (Enchytraeidae). *Макрофауна* (ширина тела от 2 до 20 мм) и, наконец, *мегафауна* (>20 мм) включают мокриц (Isopoda), многоножек (Diplopoda), дождевых червей (Megadrili), улиток и слизней (Mollusca) и личинок некоторых мух (Diptera) и жуков (Coleoptera). Эти животные в основном ответственны за первоначальное размельчение растительных остатков. Благодаря своей активности они могут вызывать заметное перераспределение детрита и тем самым непосредственно участвовать в формировании структуры почвы. Организмы, обитающие в почве и лесной подстилке, перечислены на рис. 11.5.

Дарвин (Darwin, 1888) рассчитал, что дождевые черви на некоторых пастбищах, расположенных неподалеку от его дома,

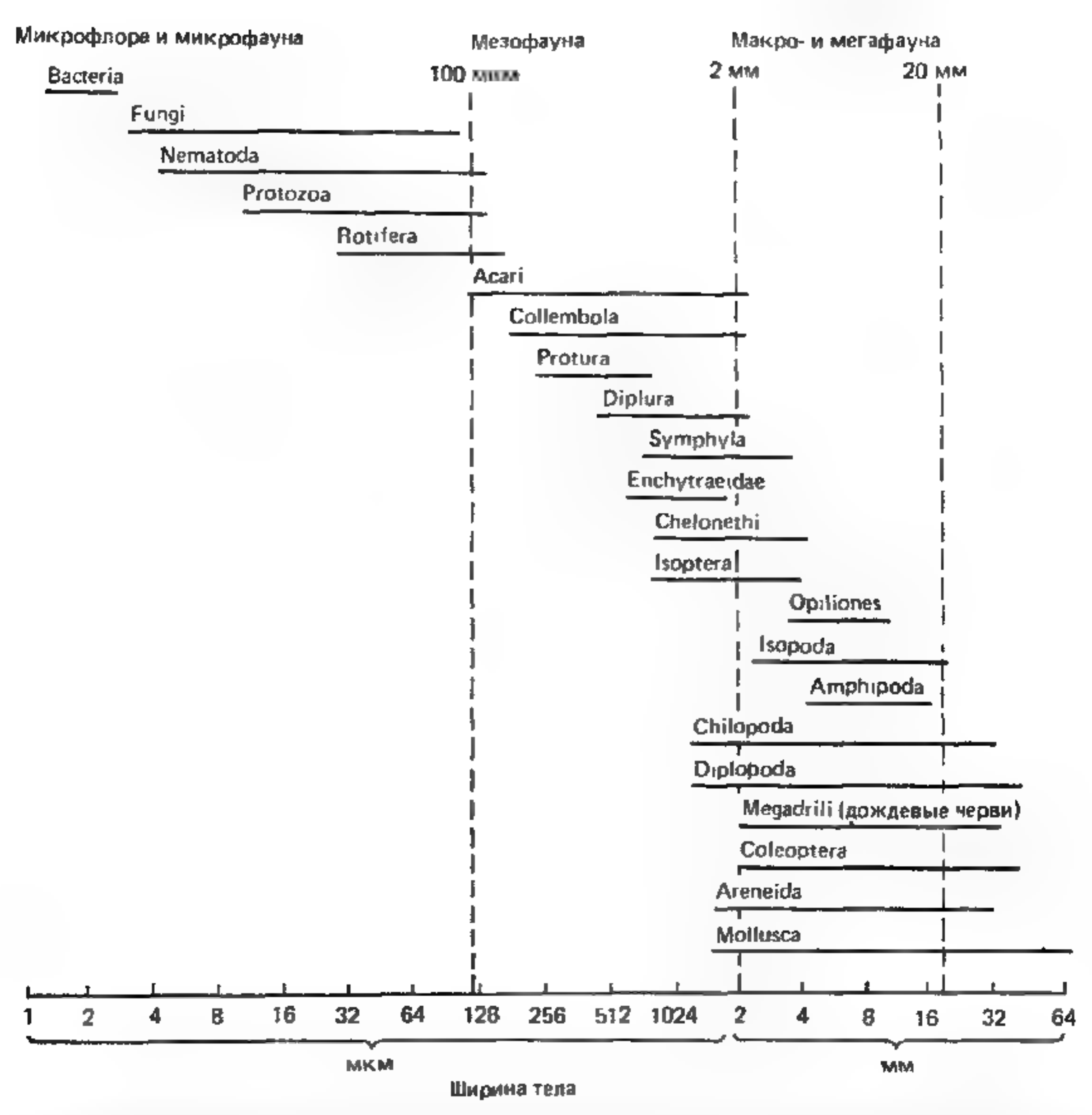


Рис. 11.4. Классификация организмов по ширине тела из пищевых сетей наземных редуцентов. Полностью хищными являются следующие группы: Opiliones (сенокосцы), Chilopoda (многоножки), Araneida (пауки). (Из Swift et al., 1979.)

за 30 лет сформировали новый слой почвы толщиной 18 см, вынося ежегодно на поверхность около 50 т экскрементов на 1 га. С тех пор еще в ряде случаев были получены величины того же порядка. На пастбищах в западной Нигерии были зарегистрированы даже более высокие величины: 170 т·га$^{-1}$ в течение 2—6 мес за сезон дождей (Madge, 1969). Кроме того, не все виды дождевых червей выделяют экскременты на поверхность почвы, поэтому общее количество минерального и органического вещества, которое перемещают черви, может быть гораздо больше. Там, где дождевые черви многочисленны, они зарывают опад, перемешивают его с почвой (и тем самым делают его доступным для других редуцентов и детритофагов), проделывают ходы (улучшая при этом аэрацию и дренаж почвы) и выделяют богатые органическим веществом экскременты. Вполне понятны причины тревоги, которую вызывают у экологов последствия

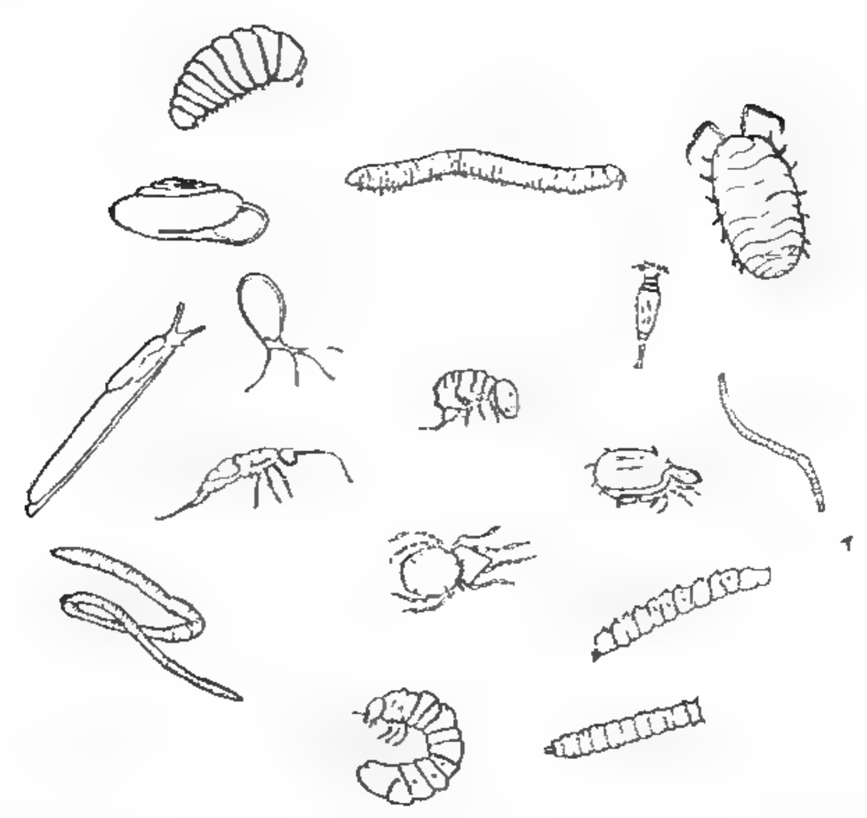


Рис. 11.5. Представители наиболее важных групп детритофагов в листовом опаде и почве (масштаб не соблюден)

использования человеком экосистем, приводящие к снижению численности популяций червей.

Детритофаги обитают в наземных местообитаниях всех типов, они часто представлены удивительно большим числом видов и достигают высокой численности. Так, например, на квадратном метре почвы в лесах умеренной зоны можно обнаружить около 1000 видов животных, при этом численность нематод и простейших может превышать 10 млн.; ногохвосток (Collembola) и почвенных клещей (Acari) — 100 000; других беспозвоночных — около 50 000 (Anderson, 1978). Относительное значение микрофауны, мезофауны и макрофауны в наземных сообществах изменяется в меридиональном направлении (рис. 11.6). Микрофауна играет относительно большую роль в богатых органикой почвах северных лесов, тундры и полярной пустыни. Большое количество органического материала в них стабилизирует режим увлажненности почвы и обеспечивает благоприятные микроусловия для простейших, нематод и коловраток, которые обитают в интерстициальной водной пленке. Этих животных очень мало в прогретых, сухих минерализованных почвах тропиков. Глубокие обогащенные органическим веществом почвы в лесах умеренной зоны занимают промежуточное положение; в них поддерживается самая высокая численность популяций почвенных клещей, ногохвосток и энхитреид, относящихся к мезофауне. Численность в большинстве других групп животных по направлению к более засушливым тропикам уменьшается, там их замещают термиты.

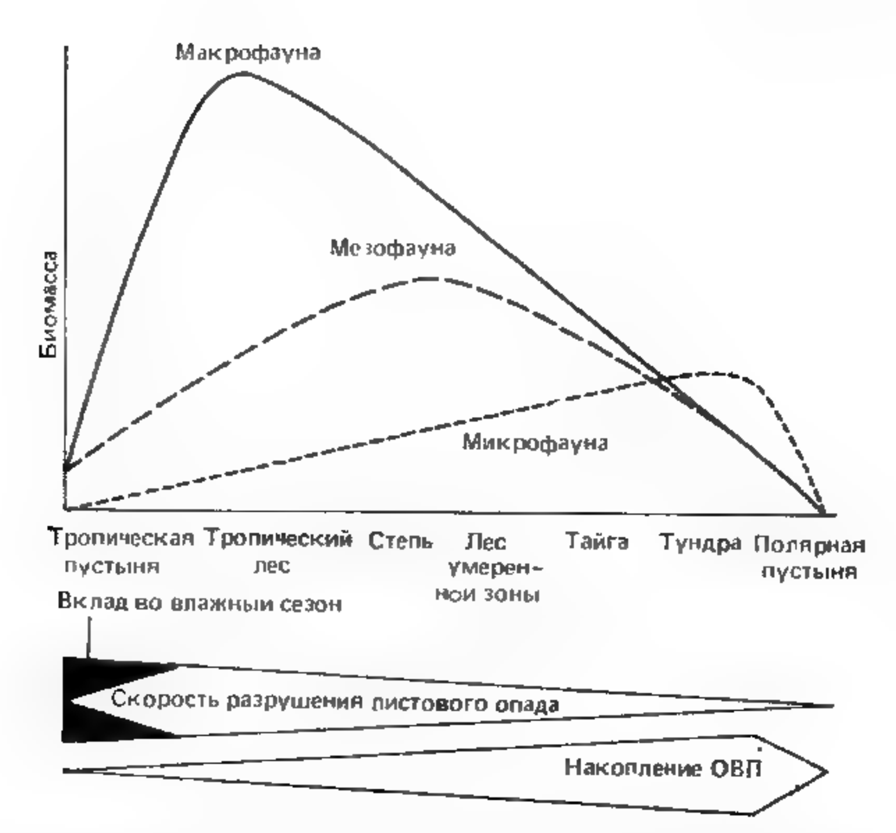


Рис. 11.6. Типы широтных изменений во вкладе макро-, мезо- и микрофауны в процесс разложения в наземных экосистемах. Накоплению органического вещества в почве (ОВП) (обратно пропорционально скорости разрушения листового опада) способствуют низкая температура и заболачивание, при которых микробная активность ослаблена. (Из Swift et al., 1979.)

В не столь крупном масштабе состав и активность сообщества редуцента также зависит от условий обитания организмов. Основную роль, определяющую скорость разложения, играет температура (Swift et al., 1979) и, кроме того, подвижные организмы микрофауны и микрофлоры (простейшие, нематоды, коловратки и те грибы, которые в своем жизненном цикле имеют подвижные стадии; см. рис. 3.8) ограничены толщиной водной пленки на поверхности разлагаемого субстрата. В сухих почвах таких организмов практически нет. Можно наблюдать постепенный переход от безводных условий через заболоченные почвы к истинно водной среде. В первом случае содержание воды и толщина водной пленки имеют первостепенное значение, но при все большем и большем увлажнении почвы ситуация изменяется таким образом, что постепенно оказывается близкой к условиям придонного слоя в водном местообитании, где не доступность влаги, а скорее дефицит кислорода может определять жизнедеятельность организмов.

В отличие от исследований, проводившихся в наземных экосистемах, в пресноводной экологии при классификации организмов за основу брали не размеры, а их функциональную роль. Камминз (Cummins, 1974) предложил схему, в соответствии с которой среди обитающих в ручьях беопозвоночных животных выделяются четыре основные категории. Детритофаги, которые

питаются крупными частицами органического вещества (крупнее 2 мм), называются *размельчителями* (shredders); они дробят крупные частицы на более мелкие фрагменты. В ручьях размельчители, такие, как личинки ручейников (*Stenophylax* spp.), бокоплавы (*Gammarus* spp.) и равноногие раки (например, *Asellus* spp.) очень часто питаются падающими с деревьев листьями. *Собиратели* (collector-gatherers) подбирают частицы органического вещества, оседающего на дне ручьев, а *собиратели-фильтраторы* (collector-filterers) отцеживают мелкую взвесь из потока воды. Некоторые представители этих категорий представлены на рис. 11.7. Ротовые части *соскребателей* (grazer-scrapers) приспособлены для соскабливания с камней и поедания слоя органических обрастаний, состоящих из прикрепленных водорослей и адсорбированного на поверхности субстрата мертвого органического вещества. Последняя категория беспозвоночных животных включает хищников. На рис. 11.8 показаны связи между трофическими группами беспозвоночных и тремя категориями мертвого органического вещества. Этой схеме, разработанной для лотических сообществ, очевидно, можно найти аналоги в наземных и в других водных экосистемах. В почве в качестве размельчителей важную роль играют дождевые черви, а различные ракообразные выполняют ту же функцию в морских донных сообществах. Фильтрация, однако, распространена только среди морских организмов и не бывает у наземных.

Размельчители и собиратели наряду с частицами мертвого органического вещества различного происхождения перерабатывают экскременты и живых водных беспозвоночных. По-видимому, даже на крупных экскрементах водных беспозвоночных специализированные животные не поселяются; это скорее всего связано с их быстрым разрушением и размыванием в воде. На трупах животных также нет специализированной фауны — многие водные беспозвоночные всеядные и бóльшую часть времени питаются растительным детритом, экскрементами и обитающими на них микроорганизмами, но когда доступны мертвые беспозвоночные или рыба, то они всегда охотно на них кормятся. Такая ситуация резко отличается от той, что наблюдается в наземных условиях, где как экскременты, так и трупы животных имеют специализированных детритофагов (см. ниже).

Некоторые сообщества почти целиком состоят из детритофагов и питающихся ими животных. Это характерно не только для лесной подстилки, но также для сильно затененных ручьев, глубоких слоев океана и озер и среди постоянных обитателей пещер: короче говоря, везде, где недостаточно света для полноценного фотосинтеза, но существует приток органического вещества из соседних растительных сообществ. В лесную подстилку и затененные ручьи основная часть органического материала поступает в виде листового опада с деревьев. В придонные слои

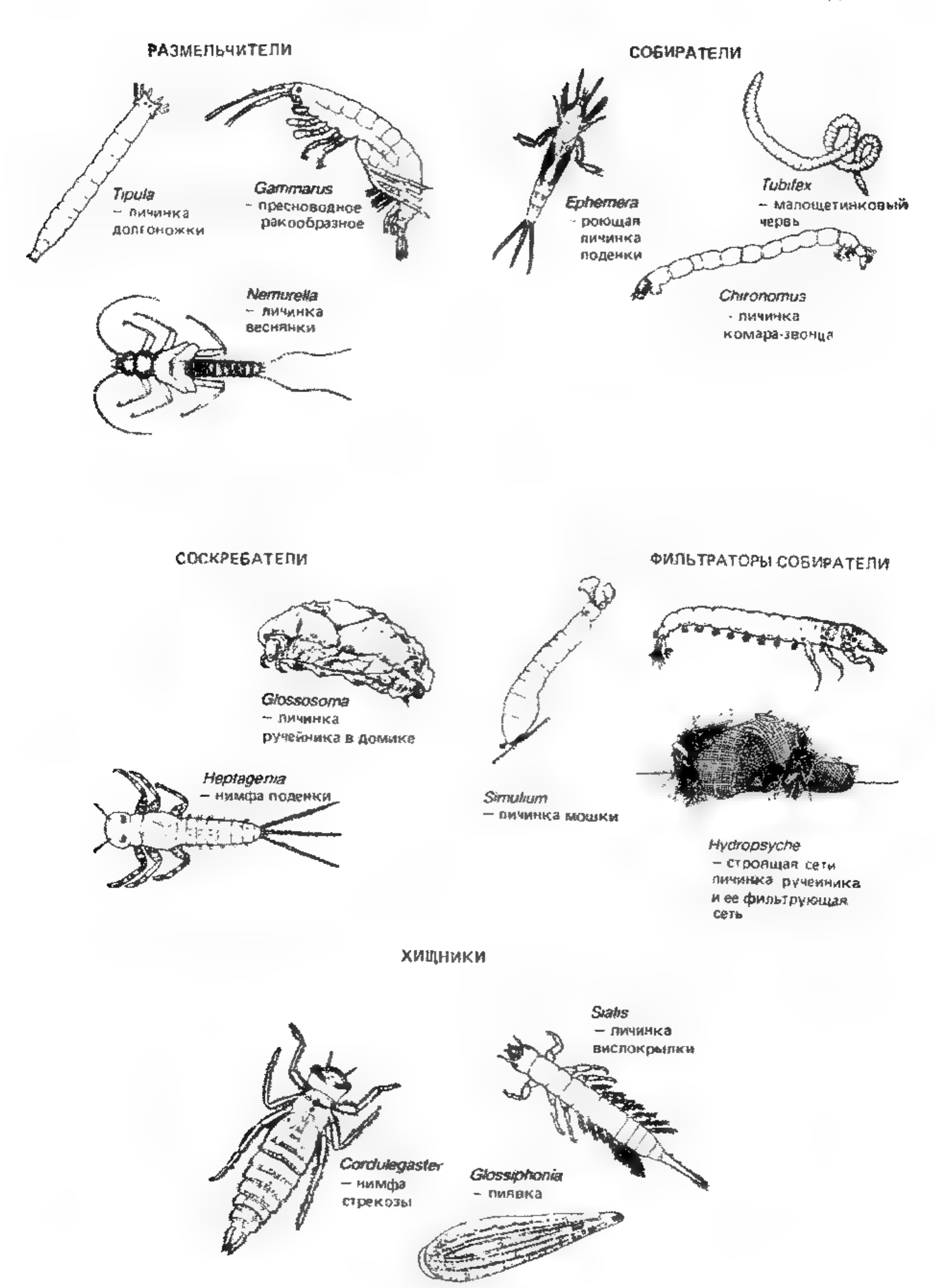


Рис. 11.7. Примеры различных категорий беспозвоночных консументов в пресных водах.



Рис. 11.8. Общая схема потока энергии в ручье. Часть крупнозернистой органической взвеси (КОВ) вследствие выщелачивания быстро теряется в виде растворенного органического вещества (РОВ). Оставшаяся часть превращается в тонкую органическую взвесь (ТОВ) благодаря трем процессам: 1) механическое разрушение частиц; 2) обработка микроорганизмами, вызывающими постепенное разрушение; 3) измельчение животными-размельчителями. Кроме того, животные всех групп, выделяя экскременты (пунктирные линии), пополняют ТОВ. РОВ также превращается в ТОВ благодаря физическому процессу флоккуляции или поглощению РОВ микроорганизмами. Слой органического вещества, прикрепленного к камням на дне ручья, образуется из водорослей, РОВ и ТОВ, осевших на органическую основу.

океана и озер непрерывно оседает детрит из эвфотической зоны. В пещеры органическое вещество поступает с водой через почву и между камней в виде раствора и взвеси, заносится ветром и попадает с мигрирующими животными. В других местообитаниях численность детритофагов может быть гораздо ниже, чем фитофагов, хищников и паразитов, но в некотором количестве они присутствуют всегда.

11.2.3. Относительная роль микрофлоры и детритофагов

Биомасса: важная, но недостаточно совершенная мера оценки значимости. — Решающее значение взаимодействий между детритофагами и микроорганизмами. — Жизнь (после смерти) стенок растительных клеток.

Оценивать роль микрофлоры и детритофагов в разложении мертвого органического вещества можно различными способами. Сравнивая эти группы по численности, мы увидим, что преобладающими будут бактерии. Это почти неизбежно, поскольку в данном случае учитываются отдельные клетки. Сравнение биомассы дает иные результаты. На рис. 11.9 приведены относительные значения количества биомассы (по содержанию азота) у разных групп организмов, участвующих в разложении листо-



Рис. 11.9. Относительное значение микрофлоры в разложении лесного опада по сравнению с членистоногими, дождевыми червями и нематодами, оцененное по содержанию в них азота. Микробная активность гораздо выше, чем активность детритофагов, но обилие детритофагов в течение года более постоянно. (По Ausmus et al., 1972.)

вого опада в лесной подстилке. В течение большей части года биомасса микроорганизмов в 5—10 раз превышала биомассу детритофагов. Биомасса детритофагов в течение года изменялась не столь значительно, потому что животные этой группы менее чувствительны к колебаниям абиотических условий и зимой они фактически преобладали в сообществе.

К сожалению, биомасса различных групп редуцентов сама по себе довольно слабо характеризует их относительный вклад в процесс разложения. Популяции короткоживущих высокоактивных организмов могут играть бóльшую роль в функционировании всего сообщества, чем более крупные долгоживущие но медлительные животные (например, слизни!), которые делают больший вклад в биомассу. В целом оценить относительный вклад микроорганизмов и детритофагов в процесс разложения органического вещества очень трудно. Прежде всего это связано с тем, что жизнедеятельность этих организмов тесно связана.

Разложение мертвого органического материала представляет собой не просто сумму процессов жизнедеятельности микроорганизмов и детритофагов. Оно в значительной степени определяется взаимодействием между ними. Природу такого взаимодействия иллюстрирует рис. 11.10, на котором представлены результаты очень простого эксперимента. В микрокосм, содержащий 1 г дубового листового опада, помещали разное число мокриц. Присутствие этих ракообразных вызывало увеличение интенсивности дыхания микрофлоры (индекса скорости разложе-

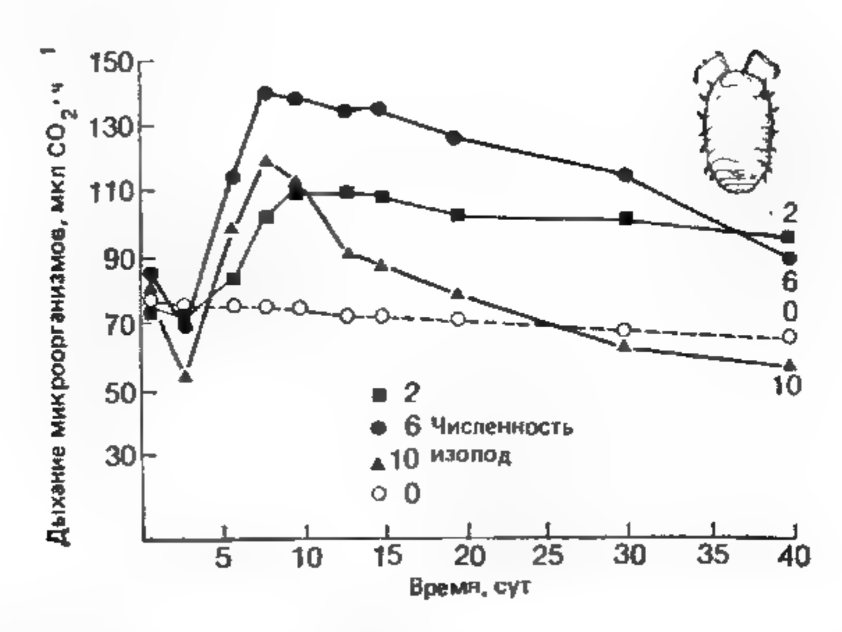


Рис. 11.10. Влияние жизнедеятельности мокриц (Isopoda) на процесс микробного разложения листового опада в лабораторных микрокосмах. (Из Hanlon, Anderson, 1980.)

ния опада) в течение более чем 40 сут. При самой высокой плотности детритофагов (10 мокриц) интенсивность дыхания микроорганизмов также возрастала, по крайней мере в начальный период. Измельчая листья, эти детритофаги увеличивали площадь их поверхности (в расчете на единицу объема опада) и тем самым повышали доступность субстрата для микроорганизмов. Однако подсчет бактериальных клеток и длины грибных гиф показал, что существуют другие, более сложные последствия, связанные с тем, что детритофаги стимулируют бактериальный рост, но подавляют рост грибов. В другом эксперименте, где также использовали опавшие листья дуба, дыхание микроорганизмов было значительно выше на экскрементах сухопутной личинки ручейника *Enoicyla pusilla*, чем на высушенных дубовых листьях, которые служили ей кормом (рис. 11.11). Сходство кривых интенсивности дыхания при питании экскрементами и листьями, размельченными до такого же, как в экскрементах, размера частиц, свидетельствует о том, что повышение активности микроорганизмов было в основном связано с увеличением площади поверхности листьев.

Повышение интенсивности дыхания микроорганизмов, связанное с деятельностью детритофагов, наблюдалось также при разложении трупов мелких млекопитающих. В полевых условиях размещали две группы трупов грызунов массой по 25 г, с которых были удалены насекомые. В одной группе трупы были интактными, в другой — специально продырявлены во многих местах препаровальной иглой, для того чтобы имитировать деятельность личинок мясных мух. Результаты проводившегося осенью на одном из пастбищ в Англии эксперимента показали, что в продырявленных трупах активность микробов была выше

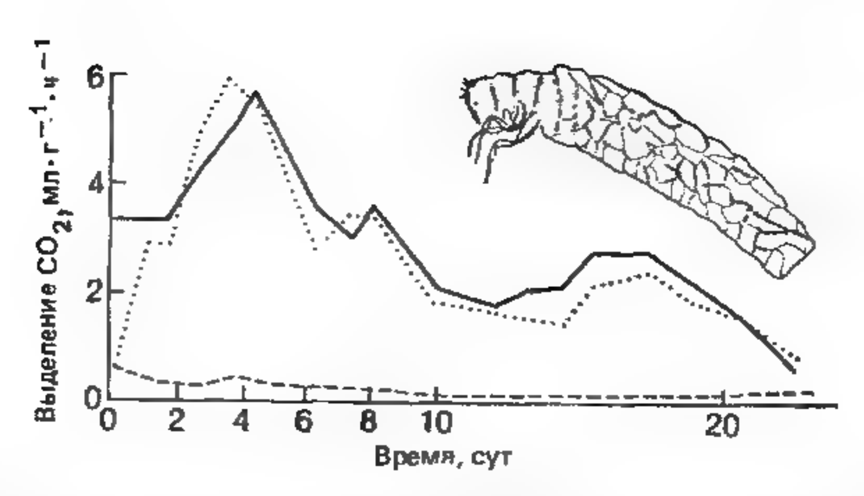


Рис. 11.11. Дыхание микрофлоры, содержащейся в пище и экскрементах сухопутного ручейника *Enoicyla pusilla*. Активность в экскрементах (сплошная линия) и в опаде из дубовых листьев с частицами близкого размера (пунктирная линия) схожа и резко отличается от активности микрофлоры в интактных листьях (штриховая линия). (Из Drift, Witkamp, 1959.)

(рис. 11.12). Проделывая ходы, личинки мясных мух способствуют проникновению микрофлоры и улучшают аэрацию трупа.

Взаимодействие микрофлоры и детритофагов можно изучать, прослеживая судьбу кусочка листа в процессе его разложения, сосредоточив при этом внимание на оболочке отдельной клетки. Сначала, когда лист только что упал на землю, клеточная оболочка защищена от воздействия микроорганизмов тем, что она находится внутри растительной ткани. Изоподы откусывают кусочки листа, которые попадают к ним в пищеварительный тракт. Там эти кусочки подвергаются воздействию другой микрофлоры и пищеварительных ферментов ракообразного. Из пищеварительного тракта кусочки листа выходят измененными. Теперь они представляют собой часть экскрементов ракообразного и в большей степени подвержены воздействию микроорганизмов, поскольку измельчены и частично переварены. Кусочек листа, пока на нем поселяются микроорганизмы, снова может быть съеден, например ногохвостками-копрофагами, и пройти через новые условия в ее пищеварительном тракте. Неполностью переваренные кусочки снова могут появиться в еще более доступном для микроорганизмов состоянии, но на этот раз в составе экскрементов ногохвостки. На своем пути от фрагмента отмершей ткани к своему неизбежному концу — разложению на двуокись углерода и минеральные вещества — этот кусочек листа может пройти через кишечник еще нескольких животных.

Такой «редукционистский» подход к изучению процесса разложения позволяет выделить характерные черты взаимодействия микрофлоры с детритофагами. Существует, однако, еще более впечатляющий способ представить этот процесс, если мы вспомним, что пищеварительный тракт животного — это просто часть внешней среды, которая в виде трубки проходит через его тело. Частица отмершего листа в процессе своего разложения прохо-

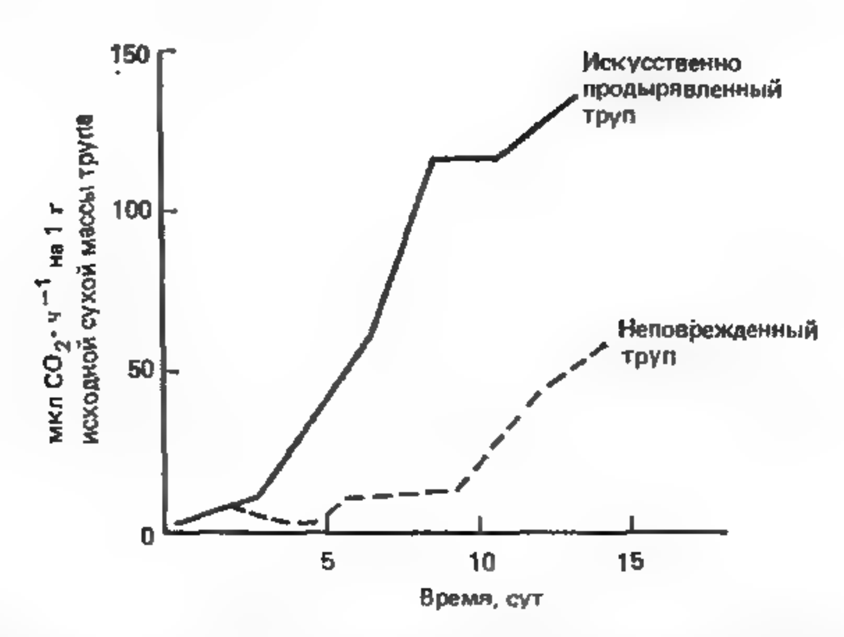


Рис. 11.12. Динамика выделения CO_2 как оценка микробной активности в трупах мелких млекопитающих, помещенных в «респирометр» и изолированных от проникновения насекомых. В одной серии трупы были оставлены неповрежденными, а в других препаровальной иглой были проделаны многочисленные отверстия, имитирующие воздействие личинок падальных мух. (Из Putman, 1978a.)

дит через последовательность различных условий; некоторые этапы этой последовательности контролируются средой пищеварительного тракта, в других случаях — это экскременты или частицы почвы, с которыми перемешиваются экскременты. Рассматривая таким образом процесс разложения, мы видим, что он часто начинается в пищеварительном тракте растительноядного животного: разложение происходит в основном за счет микроорганизмов, и основным источником питательных веществ для этого животного служат побочные продукты микробного разложения. Более подробно этот процесс будет обсуждаться в разделе, посвященном мутуализму (между жвачными животными и микроорганизмами; гл. 13), но мог бы вполне быть рассмотрен и здесь как начальная стадия процесса разложения мертвого материала микроорганизмами.

11.2.4. Химический состав редуцентов, детритофагов и их пищевых ресурсов

Низкое содержание азота в растительном материале ограничивает скорость его разложения. — Отношение C/N в почве сохраняется на постоянном уровне.

Между химическим составом отмерших растительных тканей (основной ресурс) и составом тканей потребляющих и разлагающих гетеротрофных организмов существуют большие различия. На уровне основных органических компонентов это показано в табл. 11.1, а на уровне биогенных элементов —

Таблица 11.1. Главные органические компоненты (в процентах от общей сухой массы) пищевых ресурсов детритофагов. (Составлено Swift et al., 1979, где даны ссылки на оригинальные источники.)

	Липиды	Запасные углеводы	Целлюлоза	Прочие полисахариды клеточной стенки	Лигнин	Белок	Зола
Опавшие листья	8	22	16	13	21	9	6
Отмершая древесина	2—6	1—2	45—48	19—24	17—26	—	0,3—1,1
Бактерии	10—35	5—30	—	4—32	—	50—60	5—15
Грибы	1—42	8—60	—	2—15	—	14—52	5—12
Беспозвоночные детритофаги	2—26	11—31	—	5—9	—	38—72	9—23
Экскременты беспозвоночных (многоножки)	—	2	38	—	?	11	8
Экскременты позвоночных (лошадь)	2	5	28	24	14	7	9
Трупы позвоночных (бык)	50	?	—	—	—	39	11

в табл. 11.2 (см. также рис. 3.13). Если главные компоненты растительных тканей, в особенности клеточных оболочек, — это структурные полисахариды, то в составе тела микроорганизмов и детритофагов они содержатся в очень небольшом количестве. Однако вследствие того, что они устойчивее к перевариванию, чем запасные углеводы и белки, структурные вещества составляют еще значительную часть экскрементов детритофагов. Экскременты детритофагов и ткани растений по химическому составу довольно сходны, но содержание белков и липидов в теле детритофагов и в микрофлоре значительно выше, чем в растениях и экскрементах.

Скорость, с которой разлагается мертвое органическое вещество, в значительной степени зависит от содержания в нем доступного азота или от азота (аммиак или нитраты), который поступает извне. Это связано с тем, что отношение количества углерода к азоту в тканях микроорганизмов приблизительно равно 10 : 1. Другими словами, популяция микроорганизмов может нарастить биомассу в 11 г, если ей доступен 1 г азота. В большинстве случаев количество углерода к азоту в растениях относится как 40-80 : 1, Вследствие этого на растительном субстрате может образоваться только ограниченная биомасса организмов-редуцентов и процесс разложения в целом будет ограничен. Если азот поступает из дополнительных источников,

Таблица 11.2. Биогенные элементы в составе пищевых ресурсов, используемых детритофагами (в процентах от сухой массы). (Составлено Swift et al., 1979, где даны ссылки на оригинальные источники.)

	N	P	K	Ca	Mg
Опавшие листья	0,56	0,15	0,60	2,35	?
Отмершая древесина	0,1—0,5	0,1—0,17	0,06—0,4	0,06—1,3	0,01—0,15
Бактерии	4—15	1—6	1—2	1	0,15—1,0
Грибы	1,3—3,6	0,1—0,7	0,1—2,9	0,1—3,3	0,1—0,2
Беспозвоночные детритофаги	5,8—10,5	0,8—6,9	0,1—0,7	0,3—10,3	0,2—0,3

то может образоваться бóльшая биомасса микроорганизмов, а процесс разложения протекать быстрее. С этим связано важное явление: после попадания растительного вещества в почву содержание азота в ней начинает быстро падать, по мере того как он включается в состав микрофлоры. Это особенно заметно в сельском хозяйстве, когда запахивание жнивья может привести к недостатку азота для следующего посева. Тот же процесс происходит, когда в лесную подстилку попадает листовой опад. Если при этом недостаточно азота, то весь процесс разложения замедляется и неразложившийся опад накапливается. В отличие от растений, отношение C/N в теле животных имеет тот же порядок, что и в микробной биомассе; следовательно, разложение их трупов не ограничено доступностью азота и, как правило, происходит гораздо быстрее, чем разложение отмерших растений.

При разложении отмерших организмов или их фрагментов в почве или на ее поверхности отношение углерод/азот в них начинает приближаться к отношению этих элементов в телах редуцентов. В основном благодаря этому отношение C/N в почве довольно постоянно. Система редуцентов по этим элементам характеризуется удивительным гомеостазом. В целом, если в почву попадает органический материал, содержащий менее 1,2—1,3% азота, то он адсорбирует любые доступные ионы аммиака. Если же материал содержит более 1,8% азота, то ионы аммония будут высвобождаться в почву. Следствием этого является относительное постоянство отношения C/N в почве, которое обычно близко к 10, хотя в крайних случаях, если почва очень кислая или переувлажненная, оно может повышаться до 17 (свидетельство медленного разложения).

Концентрация других биогенных элементов, в особенности фосфора, также выше в теле детритофагов и микроорганизмов,

чем в детрите, который они поедают. Эти элементы, как и азот, могут ограничивать численность популяций редуцентов и скорость, с которой происходит разложение. Гипотеза о том, что доступность минеральных соединений может обычно ограничивать процесс разложения, обсуждается в работе Свифта и его коллег (Swift et al., 1979).

Не следует считать, что микроорганизмы, разлагающие мертвые остатки, способствуют только выделению углерода и минерализации остального вещества. Главным результатом роста микроорганизмов является накопление побочных продуктов, в том числе целлюлозы грибами и полисахаридов бактериями, которые сами могут медленно разлагаться и участвовать в поддержании структуры почвы.

11.3. Взаимодействия между детритофагами и их ресурсами

11.3.1. Потребление растительного детрита

Не все детритофаги синтезируют свои собственные целлюлазы. — Большинство детритофагов используют микробные целлюлазы. — Термиты «полагаются» на простейших и бактерий. — Корабельный червь «полагается» на высоко специализированных бактерий. — Мокрицы «полагаются» на заглоченных микроскопических растений. — Многие виды используют целлюлазы экзогенной микрофлоры. — Почему животные не синтезируют целлюлаз? — Плодовые мухи и гниющие фрукты. — Растительный детрит и микрофлора обычно поглощаются вместе, но микрофлора гораздо питательней.

Два основных органических компонента отмерших листьев и древесины — это целлюлоза и лигнин (табл. 11.1). Их переваривание представляет значительную проблему для животных, большинство из которых не способны выделять комплекс ферментов для расщепления этих веществ. Катаболизм целлюлозы (целлюлолизис) требует участия ферментов *целлюлаз*. Не имея их, детритофаги не могут переваривать целлюлозные компоненты детрита и поэтому не могут получить из них энергию, для того чтобы совершать работу, или более простые химические соединения, которые можно использовать для построения собственных тканей.

Целлюлазы животного происхождения были с определенностью обнаружены у очень немногих видов-детритофагов или растительноядных беспозвоночных. Животная целлюлаза была выявлена у растительноядной улитки *Helix pomatia* (Koopmans, 1970) и, по-видимому, встречается еще у некоторых моллюсков, личинок некоторых мух и у отдельных видов дождевых червей.



Рис. 11.13. Разнообразные механизмы для переваривания целлюлозы (целлюлолизис), выявленные у детритофагов. (По Swift et al., 1979.)

Для этих животных целлюлолизис не представляет особенных проблем.

Большинство детритофагов, не имеющих собственных целлюлаз, часто используют целлюлазы, которые образуют связанные с ними микроскопические растения или в некоторых случаях простейшие. Эти взаимодействия можно ранжировать следующим образом: *облигатный мутуализм* между детритофагами и специфической постоянной кишечной микрофлорой или микрофауной; *факультативный мутуализм*, или использование животными целлюлаз, выделяемых заглоченной вместе с детритом микрофлорой при ее продвижении через неспециализированный пищеварительный тракт; и, наконец, «наружный рубец», когда животные ассимилируют продукты обмена синтезирующей целлюлазу микрофлоры, которая связана с разлагающимися растительными остатками или экскрементами (рис. 11.13).

Примеры вполне облигатного мутуализма можно найти у отдельных видов тараканов и термитов, у которых разложение структурных растительных полисахаридов происходит за счет симбиотических бактерий и простейших. У низших термитов, таких, как *Eutermes*, простейшие могут составлять более 60% массы тела насекомого. Простейшие обитают в заднем расширенном отделе кишечника, образующем ректальный карман. Эти термиты потребляют мелкие частицы древесины и в основном обеспечивают повышенную целлюлолитическую активность, хотя бактерии также участвуют в этом. Питаясь древесиной, термиты

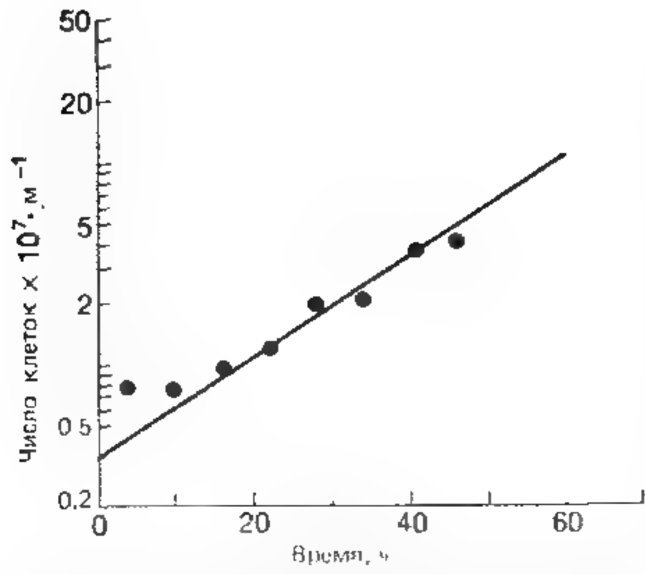


Рис. 11.14. Рост бактерий, выделенных из «железы Дешайе» корабельного червя, при 35 °C в жидкой среде в атмосфере азота, кислорода и двуокиси углерода. В культуре содержалась измельченная целлюлоза, но дополнительных источников азота не было. (Из Waterbury et al., 1983.)

потребляют 54,6% целлюлозы, 18% пентозанов и 27,4% лигнина; в выделенных экскрементах содержится 18% целлюлозы, 8,5% пентозанов и 75,5% лигнина, что свидетельствует об эффективном переваривании целлюлозы, но не лигнина (Lee, Wood, 1971). Это соотношение в целом, по-видимому, характерно для термитов, но, по некоторым данным, *Reticulitermes* переваривает 80% и более лигнина, содержащегося в пище. Более подробно этот вопрос будет рассматриваться в гл. 13.

Недавно появилось сообщение о необычном симбиозе, в котором участвует корабельный червь (*Lyrodus pedicellatus*). Несмотря на общепринятое название, это животное относится к моллюскам; в прошлом он был бичом деревянного судостроительства. Моллюск просверливает древесину, а для переваривания целлюлозы использует неизвестные до недавнего времени колонии бактерий. Эти симбиотические микроорганизмы живут в специальных железах, соединяющих жабры моллюска с его пищеводом. Из пищеварительного тракта моллюска бактерии получают целлюлазу; кроме того, они получают другой ресурс — растворенный молекулярный азот из протекающей через жабры воды. Удивительно то, что эти бактерии одновременно переваривают целлюлозу и связывают азот. На рис. 11.14 показан рост изолированной популяции бактерий при наличии целлюлозы, но в отсутствие каких-либо других источников азота, кроме молекул, попадающих в раствор из атмосферы. Специалисты по генной инженерии были бы в восторге, если бы им удалось создать такой организм, который мог бы превращать целлюлозу в высококачественный белок.

Хорошим примером детритофага, факультативно использующего комплекс симбионтов в неспециализированном пищеварительном тракте, может служить мокрица. В кишечнике этих сухопутных изопод была обнаружена целлюлазная активность, но более тщательное изучение показало, что она связана с деятельностью микроорганизмов (Hassel, Jennings, 1975). После инкубирования изолированных пищеварительных трактов *Philoscia muscorum* в контакте с пленкой карбоксиметилцеллюлозы с помощью специального окрашивания для определения целлю-

лолизиса в определенных участках кишечника была обнаружена целлюлаза. Если в культуру добавляли убивающие всю кишечную микрофлору антибиотики, то целлюлолитическая активность пропадала, но как только мокрицы получали возможность поедать листовой опад с содержащейся в нем микрофлорой, эта активность восстанавливалась.

Наконец самые разные детритофаги для того чтобы усваивать целлюлозу, по-видимому, полагаются на экзогенную микрофлору. При этом беспозвоночные поедают частично переваренный растительный детрит вместе с живущими на нем бактериями и грибами, без сомнения, получая значительную часть необходимой энергии и питательных веществ благодаря усвоению самой микрофлоры. Можно считать, что эти животные, такие, например, как ногохвостки *Tomocerus*, чтобы получить усвояемые вещества из непереваренных растительных остатков, используют «наружный рубец». Феномен «наружного рубца» достигает вершины своего развития у жуков-древесников и у отдельных видов муравьев и термитов, которые «выращивают» грибы на специально устроенных плантациях (разд. 13.2.2).

Если учесть, что для эволюционного процесса характерны гибкость и разнообразие направлений, то вызывает удивление, почему так мало растительноядных животных способны синтезировать целлюлолитические ферменты. Джензен (Janzen, 1981) считает, что целлюлоза стала основным строительным материалом у растений «по той же причине, по которой мы строим бетонные дома в районах, где велика активность термитов». Таким образом, он рассматривает использование целлюлозы как средство защиты, поскольку высшие животные редко могут переваривать ее без посторонней помощи. Но если у микроорганизмов появилась способность синтезировать целлюлазы, то почему она не появилась у животных? Вероятно, отчасти это можно объяснить недостаточным содержанием основных биогенных элементов, таких, как азот и фосфор, в пище растительноядных животных, а не недостатком энергии. Это заставляет животных перерабатывать большие объемы органического материала, чтобы извлечь из него необходимое количество питательных веществ. На самом деле, если бы целлюлолизис стал обычным средством для получения животными энергии, то это, по-видимому, создало бы серьезные проблемы с удалением ее избытка (Swift et al., 1979).

Конечно, не всякий растительный детрит создает для детритофагов трудности с перевариванием. Опавшие плоды, например, охотно используются многими видами всеядных животных, включая насекомых, птиц и млекопитающих. Однако, как и любой детрит, гниющие плоды несут на себе микрофлору, которая в данном случае представлена в основном дрожжами. Плодовые мухи (*Drosophila* spp.) специализируются на питании этими

дрожжами и продуктами их жизнедеятельности; в Австралии на компостных кучах, состоящих из плодовых отходов, каждый из пяти видов плодовых мух предпочитает определенную категорию гниющих фруктов и овощей (Oakshott et al., 1982). *Drosophila hydei* и *D. immigrans* предпочитают дыни; *D. busckii* специализируется на гниющих овощах, а вкусу *D. simulans* удовлетворяют различные фрукты. Обыкновенная *D. melanogaster* оказывает выраженное предпочтение гниющему винограду и грушам. Обратите внимание, что в разлагающихся фруктах может в значительном количестве содержаться алкоголь. Обычно на фруктах раньше всех поселяются дрожжи и сбраживают фруктовые сахара до спирта, который, как правило, в конечном счете ядовит даже для самих дрожжей. *D. melanogaster* выдерживает высокую концентрацию спирта, потому что она синтезирует большое количество фермента алкогольдегидрогеназы (АДГ), который разлагает этанол до безвредных метаболитов. Более удивительно то, что эта муха, по данным некоторых авторов, может использовать этанол как пищевой ресурс (Parsons, Spence, 1981). В разлагающихся овощах спирта образуется немного и связанная с ними *D. busckii* вырабатывает очень мало АДГ. У видов, предпочитающих дыни, которые выделяют умеренное количество алкоголя, обнаружено промежуточное содержание АДГ. Склонная к алкоголю *D. melanogaster* встречается даже на отходах виноделия!

Из-за того что ткани растительного детрита и населяющая их микрофлора тесно взаимосвязаны, среди консументов, потребляющих эти ресурсы, неизбежно много эврифагов. Эти животные просто не в состоянии поедать один из ресурсов, не захватывая вместе с ним другой. Так, например, на рис. 11.15, *А* и *Б* показаны различные компоненты пищи у нескольких видов орибатидных клещей, обитающих в листовой подстилке в лесах Кента, Англия. Хорошо выражены межвидовые различия в относительной доле тканей грибов, высших растений и аморфного органического вещества; некоторые виды по крайней мере в отдельные сезоны в большей степени, чем другие, специализируются на отдельных компонентах опада. Все виды используют в пищу более одной категории корма и большинство из них имеют удивительно широкий пищевой спектр.

Сама микрофлора, по-видимому, представляет собой более выгодный пищевой ресурс, чем растительный детрит. Об относительной важности этих объектов питания можно судить по результатам исследований эффективности ассимиляции при поедании культуры грибов или древесных листьев в чистом виде. Например, пресноводные ракообразные *Gammarus pseudolimnaeus*, измельчающие листовой опад, усваивали вещество стерильных высечек из листьев вяза или клена с эффективностью всего лишь 17—19% (по содержанию энергии); если же этих

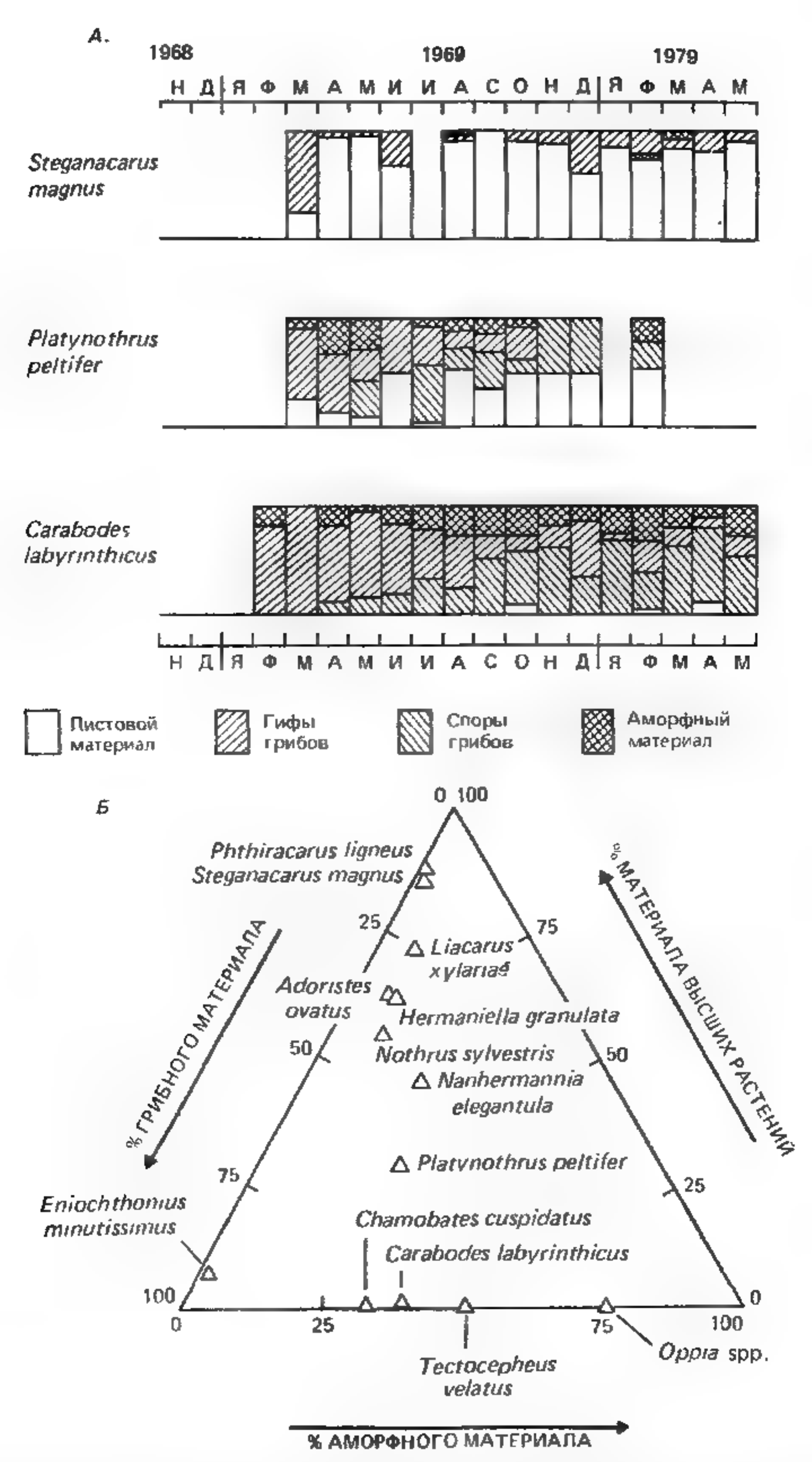


Рис. 11.15. Содержимое кишечников панцирных клещей из лесов графства Кент, Англия. *А*. Временны́е изменения в питании у трех видов из листового опада *Castanea*, отражающие средний состав содержимого кишечника на каждом участке наблюдений. *Б*. Средние отношения трех основных категорий корма у наиболее распространенных видов в течение 20 мес исследований. У вершин треугольника находятся специализированные консументы, всеядные виды расположены ближе к центру. (Из Anderson, 1975.)

детритофагов кормили чистой культурой водных грибов, которые заселяют падающие в ручей листья деревьев, то эффективность составляла 74—83% (Barlocher, Kendrick, 1975).

Такие результаты позволили Камминсу (Cummins, 1974) сравнить микрофлору на растительном детрите с «арахисовым маслом» — питательным продуктом, который намазывают на малопитательное сухое печенье. Это сравнеиие вполне допустимо, но роль микробной биомассы в нем, по-видимому, преувеличена. Обычно наибольшую часть органического вещества, потребляемого детритофагами, составляет растительный детрит; поэтому, хотя он и усваивается с низкой эффективностью, но все же может удовлетворять довольно большую часть пищевых потребностей животных. Возможно, более точным будет сравнение пищи детритофага с очень толстым сухим печеньем, которое тонко намазано «арахисовым маслом». Тем не менее грибы и бактерии, без сомнения, составляют важную часть пищи наземных и водных детритофагов; существуют довольно обширные данные, свидетельствующие о том, что, например, среди пресноводных детритофагов животные предпочитают детрит, содержащий микрофлору и, питаясь таким детритом, лучше растут.

11.3.2. Копрофагия

Экскременты беспозвоночных

Многоножки выигрывают оттого, что поедают собственные экскременты. — Личинки комаров и ветвистоусые рачки поедают экскременты друг друга.

Экскременты беспозвоночных животных могут составлять значительную часть мертвого органического вещества почвы и донных осадков в водоемах. Обычно они входят в состав пищи детритофагов с широким спектром питания. Во многих случаях важную роль играет повторное использование экскрементов. В лабораторных условиях многоножки *Apheloria montana*, обитающие в лесной подстилке, очень плохо прибавляли в весе (1,1% за 30 сут), если питались только отмершими листьями. Во второй группе животных, которые имели доступ к собственным экскрементам, скорость потребления пищи увеличилась более чем на 60%, а скорость роста на 16% по сравнению с контролем (McBrayer, 1973). Превращение растительных остатков в легко усваиваемую микробную массу, а также в частично разложившиеся растительные компоненты имеет, по-видимому, большое значение для многих детритофагов. В некотором смысле пищеварительный тракт детритофагов действует как фабричный конвейер, регулярно выпускающий сухое печенье (экскременты), намазанное «арахисовым маслом» (микрофлора).

В одной из работ (MacLachlan et al., 1979) был описан замечательный случай копрофагии (поедание экскрементов), который имеет место в небольших заболоченных озерах на северо-востоке Англии. Из-за растворенных гуминовых веществ, поступающих с окружающих сфагновых торфяников, темная вода плохо пропускает солнечный свет; кроме того, в ней обычно мало биогенных элементов, необходимых растениям. Первичная продукция в озерах незначительна. Органическое вещество поступает в воду в основном благодаря волновой эрозии берегов и состоит из малопитательных частиц торфа. Со временем частицы торфа оседают и заселяются главным образом бактериями; их калорийность и содержание белка увеличиваются соответственно на 23 и 200%. Эти мелкие частицы поедаются личинками *Chironomus lugubris* — детритоядной молодью некровососущих комаров. Экскременты личинок обильно обрастают грибами, активность микрофлоры возрастает и в результате образуется пищевой ресурс высокого качества. Но эти экскременты личинками *Chironomus* повторно не поедаются главным образом потому, что они слишком велики и чересчур плотны для ротового аппарата личинок. Однако для другого обычного обитателя озера, ветвистоусого рачка *Chydorus sphaericus*, экскременты хирономид очень привлекательны. По-видимому, рачки постоянно связаны с этими экскрементами и, вероятно, зависят от них как от источника пищи. *Chydorus* захватывает фекальный комок внутрь створок своей раковины и, вращая его, объедает с поверхности, что приводит к постепенному разрушению комка. Как было показано в лабораторных экспериментах, присутствие хидорид резко ускоряет разрушение крупных экскрементов *Chironomus* до более мелких частиц. Последним и наиболее интригующим поворотом во всей этой истории является то, что размельченные экскременты хирономид (вероятно, в смеси с экскрементами хидорид) становятся теперь достаточно мелкими для того, чтобы их вновь могли использовать *Chironomus*. Видимо, личинки *Chironomus lugubris* в присутствии *Chydorus sphaericus* растут быстрее потому, что им для питания становятся доступны экскременты. От этого взаимодействия выигрывают оба партнера.

Экскременты позвоночных

Помет хищников разлагают главным образом микроорганизмы. — Эффективное разложение слоновьего помета жуками-навозниками во время сезона дождей; однако совершенно иная картина наблюдается в сухие сезоны.

Помет хищных позвоночных представляет собой относительно скудный источник питания. Хищники усваивают пищу с высокой эффективностью (обычно усваивается 80% и более) и в

их экскрементах остаются только плохо перевариваемые компоненты. Кроме того, хищники неизбежно гораздо менее многочисленны, чем растительноядные животные, и их помет, вероятно, встречается недостаточно часто, чтобы на нем могла существовать фауна специализированных детритофагов. Те небольшие исследования, которые были выполнены, позволяют считать, что разложение экскрементов хищных животных почти полностью осуществляется бактериями и грибами.

Напротив, помет растительноядных животных все еще содержит значительное количество органического вещества и распространен в среде достаточно широко, чтобы поддерживать свою собственную характерную фауну, состоящую из многих случайных посетителей и некоторого количества специализированных консументов. Интересные данные были получены при изучении помета слонов. Выделены два основных типа его разложения, которые связаны с влажным и сухим сезонами в тропиках (Kingston, 1977). В период дождей через несколько минут после появления помета на его поверхности кишат жуки. Взрослые жуки-навозники питаются пометом, но они также зарывают большое количество помета в землю, чтобы обеспечить пропитанием своих личинок, развивающихся из отложенных на помет яиц. Например, крупный африканский навозный жук *Heliocopris dilloni* отделяет комок от кучи свежего помета, откатывает на несколько метров от кучи и зарывает в землю (рис. 11.16). Каждый жук зарывает столько помета, сколько необходимо для нескольких яиц. Зарытой в землю небольшой порции помета придается форма чаши, внутренняя сторона которой выстилается землей; в чашу откладывается одно яйцо и затем из большой порции помета делается шар, который почти полностью покрывается тонким слоем земли. Небольшой участок в верхней части этого шара, вблизи помещенного внутри яйца, остается необлепленным землей, возможно, для того, чтобы не препятствовать газообмену. Вылупившаяся личинка начинает питаться, совершая внутри шара вращательные движения и создавая пустоту; иногда личинка наряду со слоновьими экскрементами поедает и свои собственные. Когда вся запасенная родителями пища израсходована, личинка обмазывает внутреннюю поверхность шара собственными экскрементами и окукливается.

Размеры тропических жуков-навозников сем. Scarabeidae составляют от нескольких миллиметров до 6 см, как у *Heliocopris*. Не все из них уносят помет и закапывают его на расстоянии от навозной кучи. Некоторые жуки выкапывают гнезда на разной глубине непосредственно под кучей, тогда как другие строят гнездовые камеры внутри самой кучи помета. Виды из других семейств не строят камер, а просто откладывают яйца в помет и их личинки питаются и растут внутри помета до конца личиночного периода развития, а затем они уползают и окукливают-

ся в почве. Во влажный сезон жуки могут целиком использовать кучу. Все, что остается, может быть переработано другими детритофагами, такими, как мухи и термиты, а также микроорганизмами.

Во время сухого сезона помет заселяется относительно немногими видами жуков (взрослые появляются только в период дождей). Микробная активность наблюдается только до тех пор, пока помет влажный, но вскоре по мере его высыхания она снижается. Повторное увлажнение помета в период дождей стимулирует повышение микробной активности, но жуки не используют старый помет. На самом деле куча помета, появившаяся в сухой сезон, может пролежать более, чем два года; куча, появившаяся во влажный сезон — не более 24 ч.

Интенсивно изучалась также судьба помета копытных животных в умеренной зоне. Коровий помет на пастбищах Великобритании подвергался заселению многими беспозвоночными (среди которых преобладали дождевые черви), а также бактериями и грибами (Denholm, Young, 1978). В Великобритании обитает очень немного видов жуков, зарывающих навоз, но один из них *Geotrupes spiniger* может уносить до 13% (в сухом весе) коровьей лепешки. Некоторую роль играют также личинки многих видов мух, в том числе специализированные желтые навозные мухи *Scatophaga stercoraria*. Взрослые особи *Scatophaga* хищничают или питаются нектаром и лишь в небольшом количестве потребляют жидкую фракцию помета. Однако мухи собираются на свежий помет для того, чтобы спариваться, и самки откладывают яйца прямо в навозную кучу. Личинки вылупляются на ее поверхности и сразу же зарываются внутрь. Через 3—4 нед появляется новое поколение взрослых мух.

Австралийская дилемма — коровий помет и жуки, не приспособленные к его использованию

С пометом крупного рогатого скота в Австралии связана необычная и очень важная с точки зрения экономики проблема. За последние двести лет популяция коров на континенте выросла с семи (завезенных в 1788 г. первыми колонистами из Великобритании) до приблизительно 30 млн. голов. За день они выделяют около 300 млн. навозных лепешек, покрывая пометом до 2,4 га земли. В других районах планеты, где крупный рогатый скот существовал миллионы лет, с коровьим пометом не связано особенных проблем, поскольку имеется фауна, которая использует его как ресурс. Однако в Австралии до заселения ее европейцами самыми крупными растительноядными животными были сумчатые, такие, как кенгуру. Местные детритофаги, имевшие дело с сухими волокнистыми комочками помета сумчатых, не могли справиться с коровьим пометом и вследствие этого поте-

ря пастбищ, покрытых навозом, нанесла огромный ущерб сельскому хозяйству Австралии. Вдобавок Австралия стала страдать от местных видов мух, которые откладывали яйца на коровий помет. Поэтому в 1963 г. было принято решение вселить в наиболее важные районы Австралии, где выращивается крупный рогатый скот, африканских жуков, способных растаскивать кучки коровьего помета (Waterhouse, 1974). Этот грандиозный проект в отдельных районах увенчался некоторым успехом.

11.3.3. Утилизация трупов животных

Многие хищники, являясь оппортунистическими видами, питаются трупами.— Позвоночные-мусорщики часто используют весь труп, хотя это может зависеть от времени года. — Сезонные изменения у позвоночных и активность микробов. — Консументы, специализирующиеся на потреблении костей, волос и перьев. — Удивительные жуки-мертвоеды Necrophorus spp. — Некрофаги на дне океана.

По химическому составу пища организмов, питающихся трупами, существенно отличается от пищи других детритофагов, и это различие отражается на наборе пищеварительных ферментов. Карбогидразная активность у них выражена слабо или вовсе отсутствует, но протеазы и липазы очень активны. Ферментный комплекс трупоядных детритофагов в основном такой же, как у хищных животных, что свидетельствует о химическом сходстве их пищи. И в самом деле многие виды хищников являются также оппортунистами-трупоедами.

Рассматривая процесс разложения трупов животных, полезно разделить участвующие в нем организмы на три категории. Как и в процессах, обсуждавшихся выше, здесь играют роль микроорганизмы и беспозвоночные детритофаги, но, кроме того, часто значительную роль играют позвоночные-мусорщики. Трупы многих животных столь невелики по размеру, что за короткий промежуток времени после гибели они быстро поедаются одним или несколькими детритофагами-мусорщиками, которые ничего не оставляют бактериям, грибам или беспозвоночным. В полярных районах, например, эту роль играют песцы и поморники; в умеренных — вороны, росомахи и барсуки; в тропиках — самые разные виды птиц и млекопитающих, в том числе коршуны, шакалы и гиены.

Относительная роль, которую играет микрофлора, беспозвоночные и позвоночные животные, зависит от факторов, определяющих скорость обнаружения трупов мусорщиками по сравнению со скоростью исчезновения трупов, которая связана с деятельностью микрофлоры и беспозвоночных. На рис. 11.17 это показано графически для трупов мелких грызунов, за исчезнове-

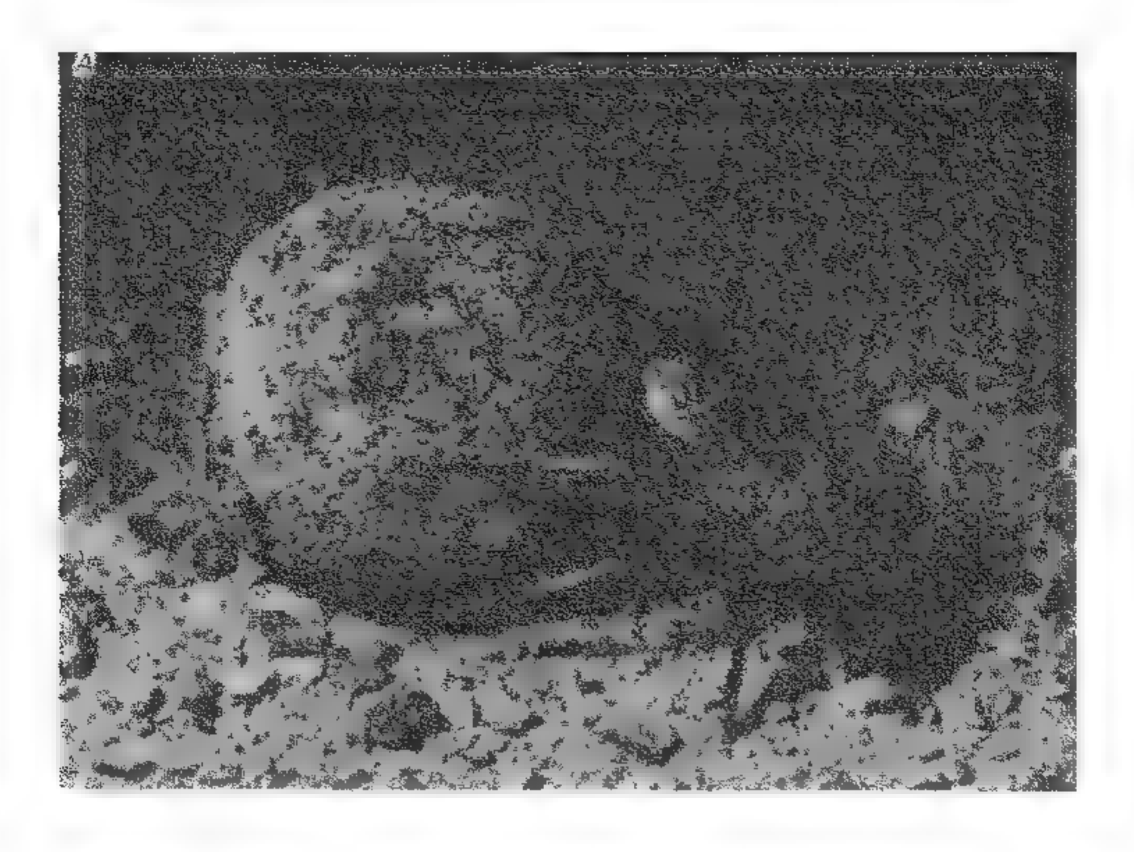




Рис. 11.16. Африканский жук-навозник, скатывающий шарик из помета (фотография: Heather Angel). *Б*. Личинка жука-навозника *Heliocopris*, питаясь внутри шарика из помета, увеличивает в нем полость. (Из Kingston Coe, 1977.)

нием (разложением) которых наблюдали в сельской местности в Оксфордшире как в летне-осенний, так и в зимне-весенний периоды. Необходимо отметить два момента. Во-первых, скорость, с которой исчезали трупы, была выше летом и осенью, что отражает более высокую активность мусорщиков в это время (предположительно из-за более высокой плотности популяций мусорщиков и (или) более высокой скорости питания — отдельно эти факторы не регистрировались). Во-вторых, в зимне-весенний период использовался большой процент трупов грызунов, хотя это происходило за более длительный отрезок времени. В этот период микробное разложение происходило медленно и все трупы сохранялись достаточно долго, поэтому их могли обнаружить мусорщики. Летом и осенью разложение происходило гораздо быстрее и трупы, которые не были обнаружены в течение семи-восьми дней, большей частью разлагались и исчезали благодаря деятельности бактерий, грибов и беспозвоночных детритофагов.

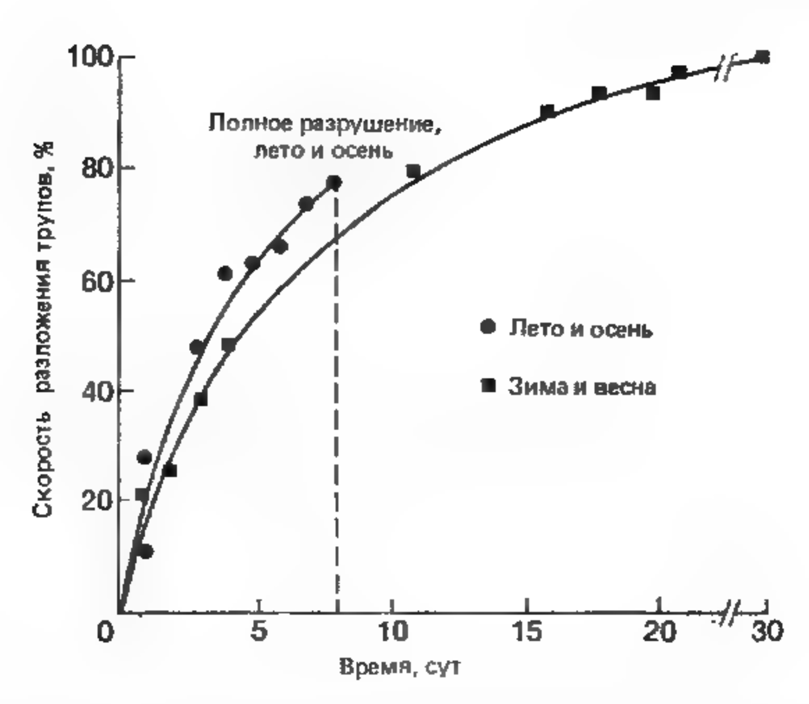


Рис. 11.17. Скорость разложения трупов мелких млекопитающих в сельской местности графства Оксфорд в разные периоды: лето—осень и зима—весна (Из Putman, 1983.)

Трупы более крупных животных, таких, как собаки, овцы и антилопы, могут также оказываться преимущественно в распоряжении позвоночных-мусорщиков. В умеренных районах павшие овцы часто полностью раздираются лисами или орлами вскоре после их гибели, а грифы и гиены на юге Африки пожирают до 90% трупов крупного рогатого скота. Изучая утилизацию трупов самых крупных наземных животных, таких, как слоны, Кое (Coe, 1978) обнаружил, что хотя основную роль в данном случае играют мусорщики, некоторые трупы остаются не до конца использованными позвоночными животными и тогда важную роль играют беспозвоночные детритофаги, и особенно микрофлора. Однако это исследование проводилось в период необычно высокой смертности слонов в Кении и популяции мусорщиков были просто не в состоянии утилизировать чрезвычайно большое количество пищи настолько полно, как делали это обычно.

Труп, который не обнаружен крупными животными-мусорщиками, доступен для переработки микрофлорой и беспозвоночными, относительное участие которых определяется преобладающими условиями. Беспозвоночные, такие, как личинки падальных мух (которые обычно встречаются на разлагающихся трупах, и неудивительно, что они доставляют много хлопот тем, что поселяются на мясе, предназначенном в пищу), могут при благоприятных условиях использовать значительную часть трупа. Например, Путман (Putman, 1978b) подсчитал, что в Великобритании личинки падальных мух потребляют до 80% трупов мелких млекопитающих, которые доступны летом. Однако зимой разложение представляет собой преимущественно микробный

процесс. В условиях тропиков активность падальных мух также меняется по сезонам. Во влажный сезон они играют важную роль в разложении трупов, но в сухой сезон неспособны заселить их, и трупы, как правило, съеживаются и высыхают; разложение происходит только за счет микроорганизмов. Мумификация в сухой сезон в тропиках сходна с зимней мумификацией трупов, которая часто наблюдается в умеренных районах.

Отдельные части тела животных особенно устойчивы к разложеиию и исчезают медленнее всего. Однако у некоторых консументов есть ферменты для их разрушения. Например, личинки падальных мух *Lucilia* вырабатывают коллагеназу, разрушающую коллаген и эластин в сухожилиях и мягких костях. Главная составная часть волос и перьев — кератин — является основной пищей видов, характерных для последних стадий разложения трупов, в частности, для бабочек сем. Tineidae и жуков сем. Dermestidae. Средний отдел кишечника этих насекомых выделяет сильнодействующее вещество, разрушающее устойчивые ковалентные связи между пептидными цепями. Продукты распада подвергаются воздействию гидролитических ферментов. На рогах и перьях специализируются грибы из сем. Onygenaceae.

Одна из групп беспозвоночных некрофагов, заслуживающая особого внимания, — это жуки-мертвоеды (*Necrophorus* spp.). Виды жуков *Necrophorus* живут исключительно на трупах, и эта среда необходима для совершения ими своего необычного жизненного цикла. Взрослые особи *Necrophorus*, ориентируясь первоначально на запах, добираются до трупа мелкого млекопитающего или птицы в течение одного-двух часов после их гибели. Жук отрывает от трупа кусочки мяса и поедает их или, если процесс разложения зашел достаточно далеко, поедает вместо этого личинок падальных мух. Однако если жук добирается до совершенно свежего трупа, то он тут же начинает его закапывать; или, если почва оказывается неподходящей, жук может оттащить труп (во много раз более тяжелый, чем сам жук) на несколько метров в сторону, прежде чем начать его закапывать. Он трудится внизу под трупом, усердно выкапывая яму и постепенно погружая в нее погибшего мелкого зверька до тех пор, пока тот полностью не скроется под землей (рис. 11.18). Некоторые виды, такие, как *N. vespilloides*, могут зарывать его до глубины 20 см, что является для такого мелкого животного поистине замечательным достижением.

Во время закапывания трупа могут появиться другие роющие жуки. Конкурирующие особи того же самого или других видов вступают в жестокую борьбу, которая приводит к гибели одного из конкурентов. Вместе с тем, к потенциальным половым партнерам жуки относятся благосклонно, и самки трудятся вместе с самцами.

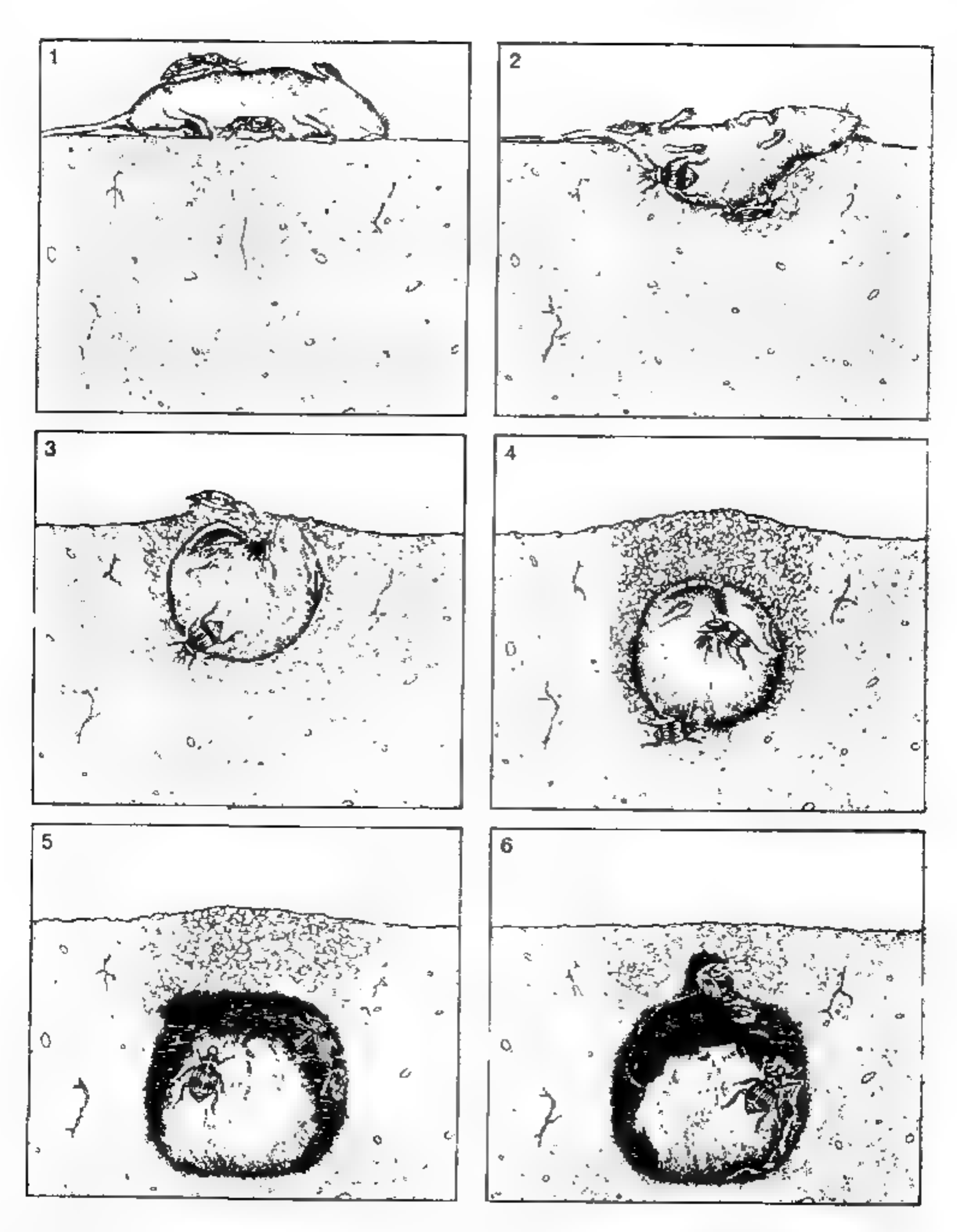


Рис. 11.18. Захоронение мыши парой жуков-мертвоедов *Necrophorus*. (Из Milne, Milne, 1976.)

Зарытый труп становится гораздо менее доступным для заселения беспозвоночными по сравнению с незарытым. Дополнительная защита, по-видимому, обеспечивается благодаря мутуалистической связи между *Necrophorus* и клещом *Poecilochirus necrophori*, который неизменно поселяется на взрослых жуках-мертвоедах, добираясь таким способом до подходящего трупа. Вероятно, эти клещи помогают охранять труп от потенциальных конкурентов из детритофагов, таких, как личинки падальных мух, убирая и пожирая любые яйца, отложенные на его поверхности.

Когда жуки завершают захоронение позвоночного животного, они приступают к удалению шерсти или перьев, а остав-

шейся массе тела придают форму компактного шара. Теперь жуки спариваются и откладывают яйца в слепой ход, ведущий к верхней части шаровидной камеры. Оба родителя или иногда одна самка остаются около яиц и обеспечивают родительскую опеку вылупившимся личинкам. В верхней части мясного шара делается коническое углубление, в которое отрыгиваются капельки частично переваренного мяса. Когда из яиц вылупятся личинки, то взрослые особи стрекотанием призывают их к месту кормежки, где кормят личинок капельками жидкой пищи, запасенной родителем или родителями. Более взрослые личинки способны к самостоятельному питанию запасами жидкой пищи или кусочками захороненного трупа. Только тогда, когда личинки готовы окуклиться, взрослые жуки проделывают в почве выход и улетают.

Мы уже упоминали о том, что в пресных водоемах нет специализированной фауны некрофагов. Однако на дне очень глубоких океанических впадин обнаружены животные, которые специализируются на поедании трупов. Вся или основная часть детритной взвеси, погружаясь, проходит через громадную толщу воды, где успевает полностью разложиться. Погибшая же рыба, млекопитающее или крупное беспозвоночное изредка попадают на дно моря. На дне существует удивительное разнообразие животных-мусорщиков, плотность популяций которых низка, но они обладают рядом приспособлений, соответствующих образу жизни, при котором корм встречается редко как в пространстве, так и во времени. Например, Даль (Dahl, 1979) описал несколько родов глубоководных ракообразных-гаммарид, которые в отличие от своих сородичей, обитающих на мелководье или в пресных водоемах, несут густые пучки хемочувствительных волосков для обнаружения пищи и крепкие мандибулы, которыми можно отрывать от трупа крупные куски. Эти животные способны также заглатывать столько пищи, что значительно превышает норму для амфипод. Так, мягкие стенки тела *Paralicella* могут при питании крупной пищей растягиваться настолько, что животное увеличивается в размерах в два-три раза, а у *Hirondella* средняя часть кишечника, в которой может запасаться пища, раздувается и заполняет почти всю брюшную полость.

11.4. Заключение

По составу и активности сообщества редуцентов столь же или даже более разнообразны, чем любые сообщества организмов, которые изучаются экологами. Однако обобщать данные о редуцентах необычайно трудно, потому что диапазон условий, в которых протекает их жизнь очень изменчив. Как и во всех естественных сообществах, организмы, входящие в состав сооб-

ществ редуцентов, не только имеют специфические потребности в ресурсах и условиях среды, но и своей деятельностью изменяют ресурсы и условия для других организмов. Большинство из них оказывается скрытыми от глаз наблюдателя в трещинах и углублениях почвы и подстилки, в глубинах морей.

Несмотря на эти трудности, можно все же сделать некоторые обобщения.

1. Плотность популяций и уровень активности редуцентов и детритофагов обычно оказываются низкими при низкой температуре, плохой аэрации, слабой увлажненности почвы и в кислой среде.

2. Решающее значение имеют структура и пористость среды (почва или подстилка); они важны не только потому, что влияют на факторы, перечисленные в п. 1, но и потому, что большинство участвующих в процессе разложения организмов должны плавать, ползать, прорастать или прокладывать ходы в среде, в которой рассредоточены их ресурсы.

3. Активность микрофлоры и детритофагов тесно взаимосвязана, и обычно они действуют совместно. По этой причине бывает очень трудно и, возможно, не всегда разумно пытаться оценивать их относительную роль.

4. Многие редуценты и детритофаги являются специалистами и разрушение мертвого органического материала происходит благодаря совместной деятельности организмов, которые сильно различаются по своему строению, форме и характеру питания.

5. Отдельные частицы органического вещества могут несколько раз совершать своеобразный круговорот, последовательно проходя через пищеварительный тракт и экскременты различных организмов, до тех пор, как они не разрушатся и не превратятся из высокоорганизованных структур в свою окончательную форму — двуокись углерода и минеральные вещества, служащие питанием для растений.

6. Деятельность редуцентов освобождает минеральные биогенные элементы, такие, как фосфор и азот, которые заключены в мертвом органическом материале. Скорость разложения будет определять скорость поступления высвобождающихся ресурсов к растениям (или возможность диффундировать и, таким образом, выходить за пределы экосистемы). Эта проблема будет рассмотрена в гл. 17.

7. Многие неживые ресурсы распределены неравномерно, как в пространстве, так и во времени. Их заселение в значительной степени зависит от случая; первый, кто доберется до источника, имеет богатый ресурс, но такими удачливыми могут оказаться различные виды и поэтому на разных навозных кучах и на разных трупах будут встречаться свои комплексы видов. Изучение динамики конкуренции между видами, использующими такую неоднородную среду, требует специальных математических мо-

делей (Atkinson, Shorrocks, 1981; см. с. 369). Поскольку источники детрита часто оказываются «островами» среди неиспользуемой среды, при их изучении по существу приходится сталкиваться с проблемами, очень близкими тем, которые обсуждаются в разделе, посвященном островной биологии в гл. 20.

8. В самом конце этой главы полезно обратить внимание читателя на те случаи, когда редуценты и детритофаги не в состоянии полностью использовать свои ресурсы. Легко недооценить важность тех барьеров, которые препятствуют разложению и благодаря которым многие сообщества имеют возможность сохранить свою структуру. В конце концов, именно из-за того, что редуценты не могут быстро и эффективно разрушать древесину, оказывается возможным существование лесов! Такая же неэффективность разложения приводит к образованию торфа, угля и нефти.

Глава 12
Паразитизм и болезни

12.1. Введение

Определение паразитизма: вред, тесная связь и зависимость.— Паразиты приводят к значительным хозяйственным потерям и ухудшению здоровья.—Они действуют на целые популяции и весьма многочисленны.

В гл. 8 мы дали определение паразита как организма, который получает необходимые питательные вещества от одного или очень небольшого числа организмов-хозяев, принося им обычно вред, но не вызывая немедленной гибели. Однако определений паразитизма много. Паразитологи обычно подчеркивают: *а*) тесную связь между паразитом и хозяином и *б*) зависимость паразита от хозяина при регуляции своей среды обитания. При этом о «вреде» для хозяина может не упоминаться вовсе. Экологу в полном определении паразитизма важно подчеркнуть именно тесную связь между организмами, но если хозяин действительно не получает пользы и не испытывает вреда, то такие отношения следует считать комменсализмом (с. 283). Поэтому имеет, видимо, смысл различать *паразитические* взаимодействия, связанные с причинением по крайней мере некоторого вреда, хотя, возможно, только в соответствующих условиях (например, при высокой численности паразитов или при плохом состоянии хозяина), и взаимодействия типа *комменсализма,* когда комменсал получает пользу, а хозяин практически не выигрывает от этого и не страдает. Если использовать эти определения, следует договориться, что такое «вред». На практике вред, наносимый паразитом, можно оценивать по снижению врожденной скорости популяционного роста хозяина и(или) его численности.

Паразиты и патогены (болезнетворные агенты) являются крайне важной группой организмов. Каждый год миллионы людей гибнут от различных инфекций, становятся инвалидами или калеками (так, в настоящее время зарегистрировано 250 млн. случаев акромегалии, свыше 200 млн. случаев бильгарциоза; этот список можно сильно расширить). Если добавить сюда болезни домашних животных и культурных растений, то урон с точки зрения человеческих страданий и экономических потерь

становится неисчислимым. Конечно, люди, образуя плотные и скученные популяции, и создавая такие же условия для домашних животных и культурных растений, создают для паразитов и патогенов благоприятную обстановку (см. ниже). Но есть основания считать, что вообще *все* животные и растения страдают и в огромных количествах гибнут от паразитов и болезней. Патогены, безусловно, являются важным фактором смертности и снижения плодовитости во многих (быть может, в большинстве) природных популяциях.

Наконец, мы должны подчеркнуть два обстоятельства, касающиеся числа особей и видов. Во-первых, свободноживущие организмы, не пораженные хотя бы немногими особями нескольких паразитических видов, — большая редкость. Во-вторых, многие паразиты и патогены специфичны для определенных хозяев или по меньшей мере для ограниченного их круга. Учитывая оба эти момента, по-видимому, можно прийти к выводу, что более половины видов и гораздо больше половины общего числа всех особей на Земле — паразиты или возбудители болезней, причем большинство бактерий и вирусов, вероятно, еще не описано!

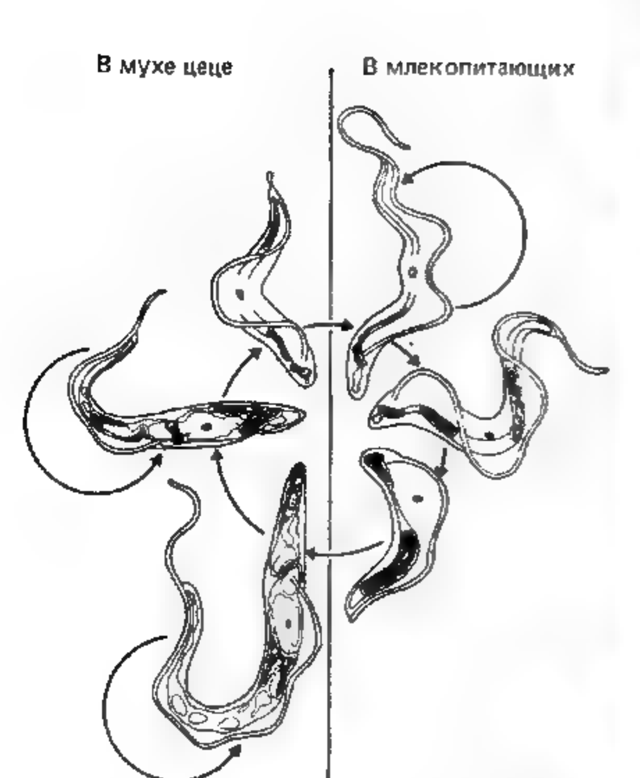
Ввиду такого богатства кажется невозможным охватить все разнообразие паразитов и патогенов. Вместе с тем общий обзор его, в особенности для групп наиболее интенсивно изучавшихся и имеющих наибольшее значение для человека, будет полезной основой для анализа материала этой главы.

12.2. Разнообразие паразитов

Научный язык и жаргон, которыми пользуются фитопатологи и зоопаразитологи часто настолько различны, что создается впечатление, будто объекты их исследований не имеют между собой ничего общего. Однако экологу различия эти представляются поверхностными. Действительно, способы использования паразитами животных и растений сильно различаются, так же как и реакции этих групп хозяев на паразитов, но сходного здесь все же больше. Поэтому мы будем рассматривать фито- и зоопаразитов вместе.

Прежде всего удобно выделить две основные их категории: *микропаразиты* и *макропаразиты*.

Эти группы стали различать сравнительно недавно (May, Anderson, 1979). Микропаразиты непосредственно размножаются внутри тела хозяина (обычно внутри его клеток), а макропаразиты *растут* в его теле, но при размножении образуют особые инвазионные стадии, покидающие его, чтобы заселить новых хозяев. Они часто обитают в межклеточных пространствах (у растений) или в полостях тела, но как правило не внутри клеток.



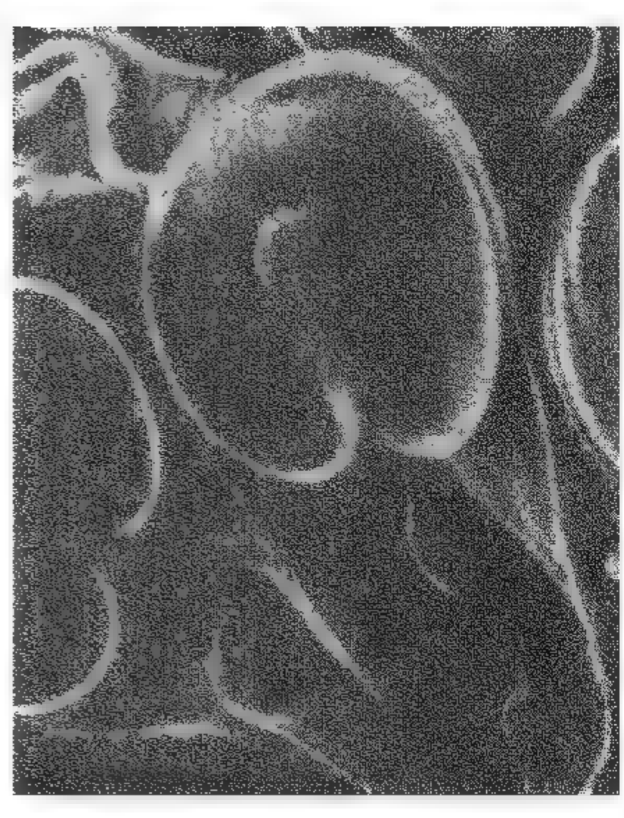


Рис. 12.1. Микропаразиты животных. *Слева*: *Trypanosoma brucei*, возбудитель сонной болезни, попадающей в кровь млекопитающего при укусе его мухой цеце, которая питается кровью. В крови млекопитающего происходит размножение паразита путем деления. Размножается он и в кишечнике мухи и позже — в ее слюнных железах. *Справа*: микрофотография *Giardia intestinalis*, широко распространенного кишечного паразита человека и обезьян, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. ×9000. (Фотография предоставлена K. Vickerman.)

12.2.1. Микропаразиты

Группы микропаразитов.— Непосредственно передающиеся микропаразиты.— Микропаразиты, передаваемые переносчиками: сонная болезнь и малярия.— Вирусы растений.

Наиболее известными микропаразитами, вероятно, являются бактерии и вирусы, заражающие животных, например, возбудители кори и тифа. Известно также много вирусных и гораздо меньше бактериальных заболеваний растений (например, вирусы желтой сетчатости свеклы и томатов, вирусы мозаики цветной капусты, редиса и гороха, бактериальный корончатый галл). Другие важнейшие группы микропаразитов, поражающие животных — это простейшие (например, трипаносомы, вызывающие сонную болезнь, и виды *Plasmodium* — возбудители малярии, рис. 12.1), а поражающие растения — низшие грибы[1] (сли-

[1] В некоторых классификациях группы, представители которых названы в скобках, не включаются в царство грибов; приводимые примеры в данном случае будут относиться, соответственно, к отделам миксомицетов и хитридиомицетов царства протистов. — *Прим. ред.*

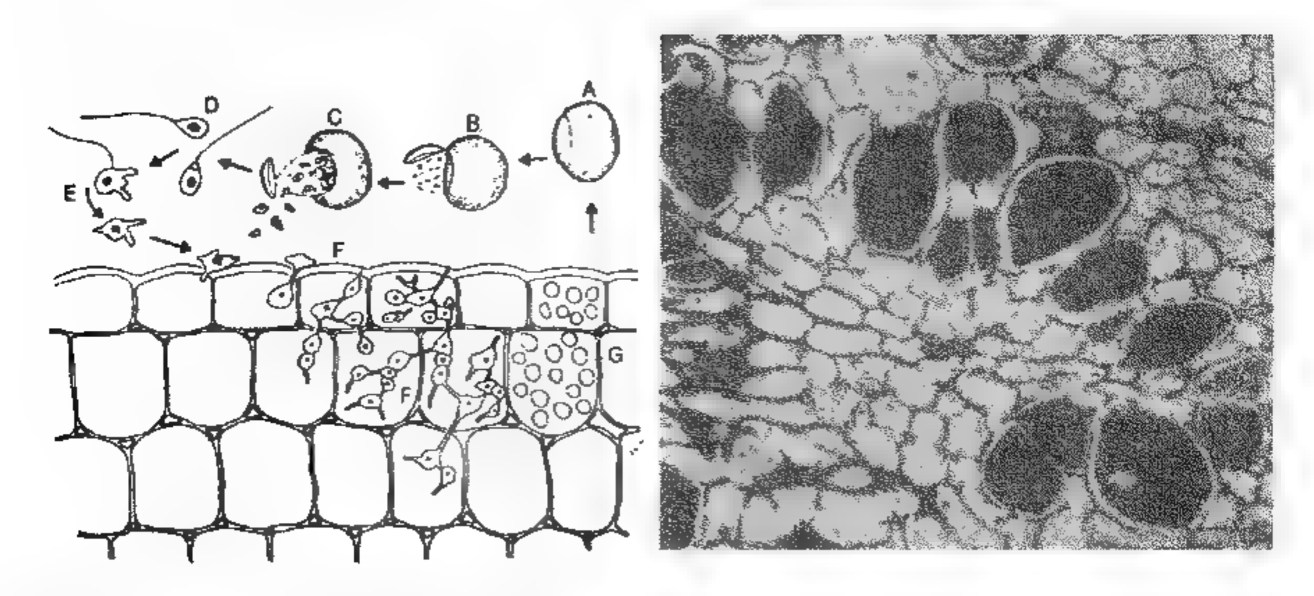


Рис. 12.2. Микропаразиты растений. Обычно они бывают внутриклеточными и размножаются внутри хозяина, выделяя после гибели хозяина или его частей рассеивающиеся споры. *Слева*: *Physoderma zeae-maydis*, возбудитель, поражающий листья кукурузы (*Zea mays*) (из Tisdale, 1919). *Справа*: Plasmodiophora brassicae, возбудитель килы крестоцветных. Паразит вызывает деление и увеличение размеров клеток коры корня. (Фотография: Heather Angel.)

зевик *Plasmodiophora brassicae*, вызывающий килу капустную, виды *Synchytrium*, например, *S. endobioticum*, приводящий к раку клубней картофеля, рис. 12.2).

Микропаразитов можно разделить на передаваемых от одного хозяина к другому непосредственно и при участии другого вида, переносчика. Непосредственная передача возбудителя бывает почти мгновенной, как в случае с венерическими заболеваниями и с паразитами, живущими короткое время в образующихся при кашле и чихании капельках влаги (грипп, корь и т. д.). В других случаях паразит продолжительное время находится в покоящейся стадии, «поджидая» нового хозяина, и попадает в него при поглощении пищи или воды, как это бывает, например, с простейшим *Entamoeba histolytica*, вызывающим амебную дизентерию, а также при физическом контакте хозяина с находящимися в почве покоящимися спорами, как это бывает при поражении растений некоторыми патогенными организмами. Так например, покоящиеся споры *Plasmodiophora brassicae* могут, по-видимому, сохранять жизнеспособность в течение десятков лет. В присутствии подходящего хозяина они прорастают и проникают в корневые волоски, после чего начинается цикл роста и размножения, заканчивающийся образованием на корнях наростов. Внутри этих наростов в конечном счете образуется множество покоящихся спор, возвращающихся в почву по мере разрушения тканей хозяина.

Две экономически наиболее важные группы зоопаразитов, передающиеся через переносчика, принадлежат к простейшим. Это, во-первых переносимые мухой цеце (*Glossina*) трипаносо-

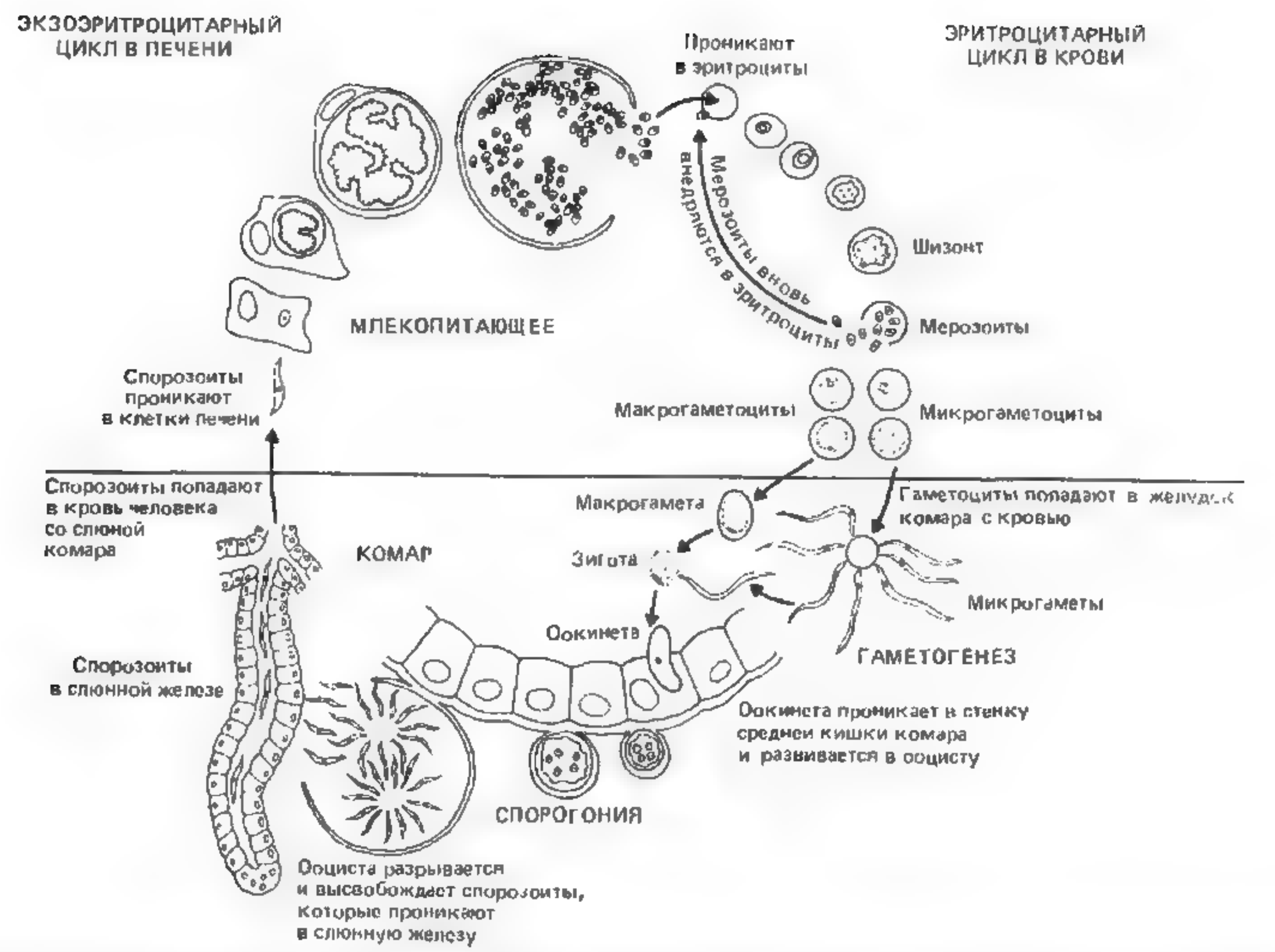


Рис. 12.3. Жизненный цикл возбудителя малярии *Plasmodium*. При укусе комара паразит попадает прямо в кровяное русло хозяина. В клетках печени хозяина происходит размножение паразита и образующиеся мерозоиты проникают в эритроциты, где они снова делятся и дают начало половым стадиям, которые попадают в организм питающегося комара. В кишечнике комара происходит слияние гаметоцитов и после еще одной фазы размножения, возбудитель попадает в слюнные железы комара и цикл может начаться снова. (По Vickerman, Cox, 1967.)

мы, вызывающие сонную болезнь человека и нагану у домашних и диких млекопитающих. Во-вторых, это различные виды *Plasmodium*, возбудители малярии, переносимые комарами из рода *Anopheles*. Типичные жизненные циклы представителей этих двух групп показаны на рис. 12.1 и 12.3. Подчеркнем, что в обоих случаях двукрылые играют роль не только переносчиков, но и промежуточных хозяев, в теле которых происходит размножение паразитов.

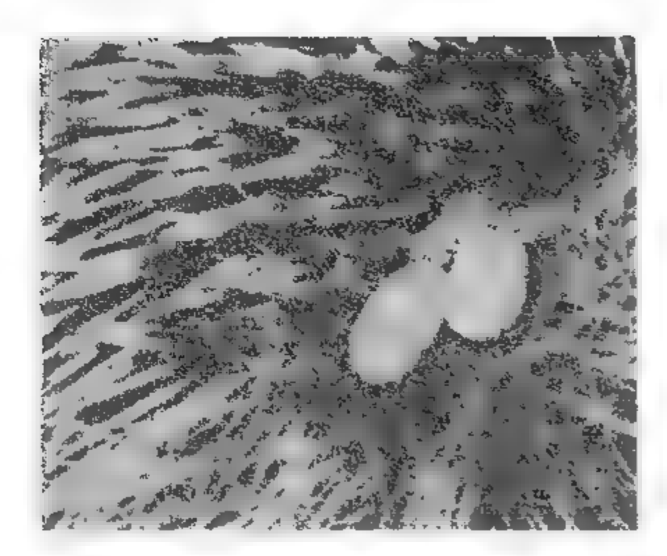
Многие вирусы растений переносятся тлями. Некоторые «нестойкие» вирусы (например, мозаики цветной капусты) сохраняют жизнеспособность в течение примерно часа и часто находятся только на ротовых частях насекомых; другие, «циркулирующие» (например, возбудитель желтого некроза салата) проникают из кишечника тлей в их гемолимфу и оттуда в слюнные железы. Следовательно, проходит некоторый латентный период, после которого тля-переносчик способна долго заражать растения (часто в течение всей жизни). Наконец, существуют еще «размножающиеся» вирусы (например, вызывающие скручивание листьев у картофеля), способные размножаться в теле тли. Широко распространенными переносчиками вирусов растений являются также нематоды.

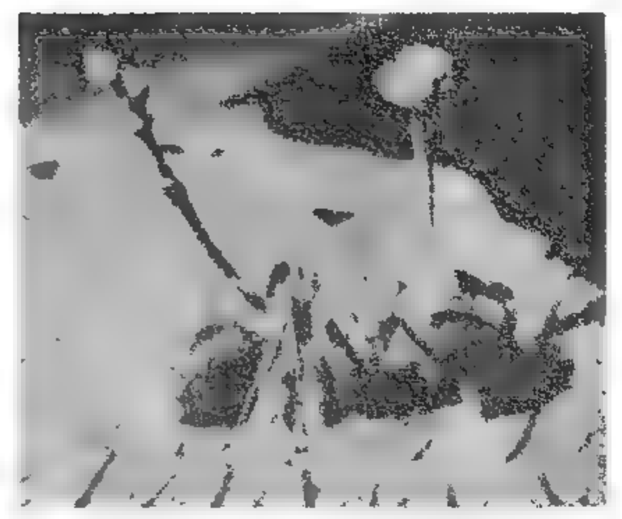
12.2.2. Макропаразиты

Группы макропаразитов. — Непосредственно передающиеся макропаразиты: моногенетические сосальщики, кишечные нематоды, вши и блохи, мильдью и другие грибы-фитопаразиты. — Паразитические цветковые растения. — Омела. — Непрямо передающиеся макропаразиты: ленточные черви, шистозомы, филярии, ржавчинные грибы.

Одни из главных макропаразитов животных (фото 10) — глисты (гельминты), к которым относятся плоские черви (например, ленточные черви и трематоды), скребни и нематоды. Кроме того, животных поражают вши, блохи, клещи, а также грибы. К макропаразитам растений (рис. 12.6) относятся грибы, вызывающие настоящую и ложную мучнистую росу, ржавчину и головню; а также галлообразующие и минирующие насекомые и такие цветковые растения как повилика и заразиха. Как и в случае микропаразитов, здесь также можно выделить формы, передающиеся непосредственно и те, которым для этого необходим переносчик или промежуточный хозяин, т. е. с более сложным жизненным циклом.

Моногенетические сосальщики — эктопаразитические плоские черви, питающиеся на коже или жабрах в первую очередь рыб, а также земноводных, пресмыкающихся, китообразных и головоногих моллюсков. Они удерживаются на теле хозяина с по-





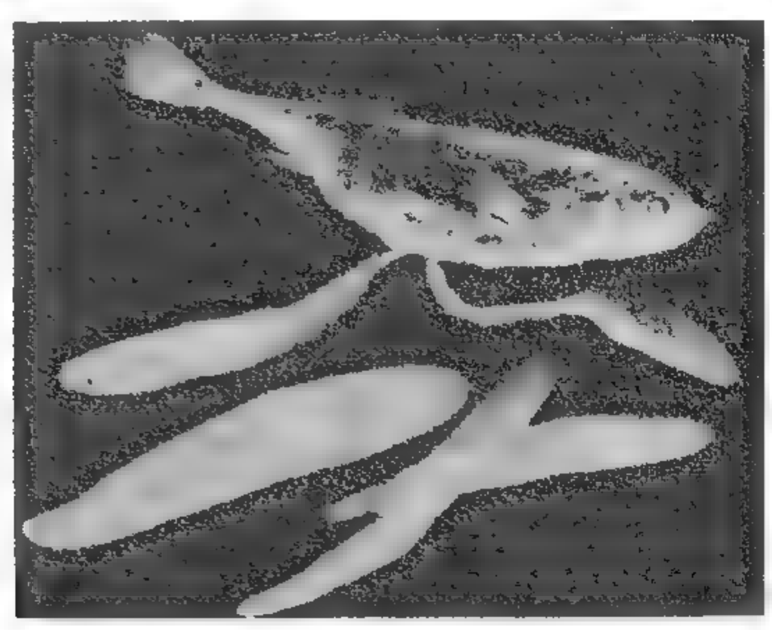


Фото 10. Макропаразиты животных. *Наверху слева*: клещи (*Ixodes hexagonus*) на теле ежа; головки клещей спрятаны в коже хозяина. *Внизу*: трехиглая колюшка, зараженная ленточными червями *Schistocephalus solidus*) на стадии плевроцеркоида. (Фотографии Heather Angel.) *Наверху справа*: грибы, паразитирующие на муравьях *Camponotus*. (Фотография BPS.)

мощью специального прикрепительного органа на заднем конце тела. Свободноплавающие личинки или сами взрослые особи активно разыскивают новых хозяев.

Нематоды, живущие в кишечнике человека, передаются непосредственно от одного хозяина к другому и, вероятно, являются наиболее опасными кишечными паразитами как по числу зараженных людей, так и по ущербу, наносимому здоровью. На рис. 12.4 показан жизненный цикл питающейся кровью анкилостомы, которая вызывает анемию. У этой и большинства других кишечных нематод яйца и личинки, передающиеся новым хозяевам, обычно становятся инвазионными только после некоторого периода развития в почве.

У вшей все стадии жизненного цикла связаны с телом хозяина (млекопитающего или птицы), а передача как правило осу-

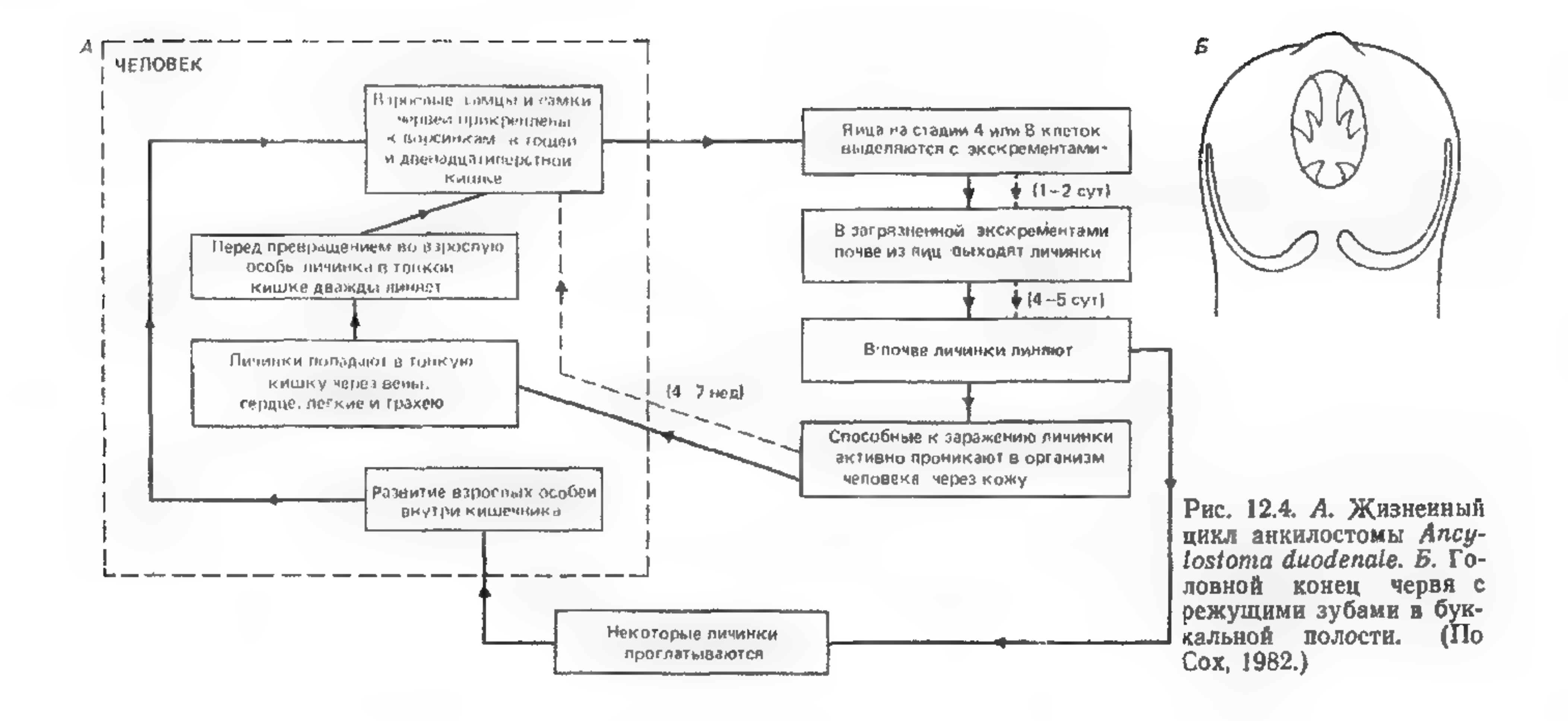


Рис. 12.4. *А.* Жизненный цикл анкилостомы *Ancylostoma duodenale*. *Б.* Головной конец червя с режущими зубами в буккальной полости. (По Cox, 1982.)

ществляется при непосредственном физическом контакте между теплокровными, часто между родителями и потомками. Блохи, напротив, откладывают яйца и проходят личиночное развитие в жилище (норе или гнезде) своего хозяина (опять же млекопитающего или птицы). Появляющиеся взрослые особи активно разыскивают новых хозяев, часто преодолевая для этого значительные расстояния.

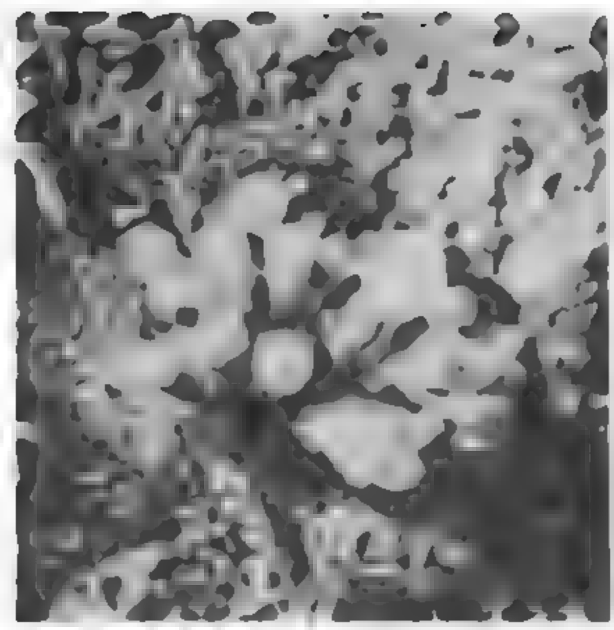
Непосредственный перенос от одного хозяина к другому обычен среди грибных макропаразитов растений. Так, заселение листьев (например, в случае мильдью на пшенице) требует контакта между спорами (обычно переносимыми ветром) и эпидермой, после чего гриб проникает в клетки хозяина или между ними, где начинает рост. Если инфекция успешна, то рано или поздно она проявляется в повреждении или изменении тканей хозяина. Эта лаг- или ювенильная фаза предшествует инфекционной, на которой повреждение «созревает», становясь местом образования спор. В дальнейшем, спорообразование может прекращаться, а ткани хозяина либо отмирают, либо становятся невосприимчивыми к повторному заражению.

Важную и вполне обособленную группу непосредственно передающихся макропаразитов составляют некоторые цветковые растения (фото 11). Среди них выделяют *голопаразитов*, не имеющих хлорофилла и полностью зависящих от растения-хозяина, т. е. получающих от него воду, минеральные и органические вещества, и *полупаразитов*, которые способны к фотосинтезу, но при этом связаны с корнями или стеблями других видов и получают от них большую часть воды (или всю ее) и минеральное питание. Корневая система у полупаразитов развита слабо или вовсе отсутствует.

Наиболее ярко выражен голопаразитизм у вида *Rafflesia arnoldii,* вся вегетативная часть которого погружена в тело хозяина, а единственное наружное образование — цветок, образующийся на поверхности его корней. Это самый крупный из известных в мире цветков; его диаметр достигает метра. Все необходимые ресурсы паразит получает непосредственно из тела хозяина. Относительно слабо зависят от последнего полупаразитические виды из сем. Scrophulariaceae, например *Odontites verna, Rhinanthus minor* и *Euphrasia* spp., способные к автотрофному питанию, но плохо растущие в отсутствие хозяина.

Чем сильнее зависят паразиты растений от своих хозяев, тем ограниченнее выбор последних. Если у *Odontites verna* он еще довольно широк, то для голопаразитов рода *Orobanche* (заразиха) хозяином часто является всего один вид. Кроме того, чем более паразитический образ жизни у растения, тем мельче и многочисленнее его семена, поскольку для своего раннего развития они используют питательные ресурсы, запасаемые родительскими особями в семенах.





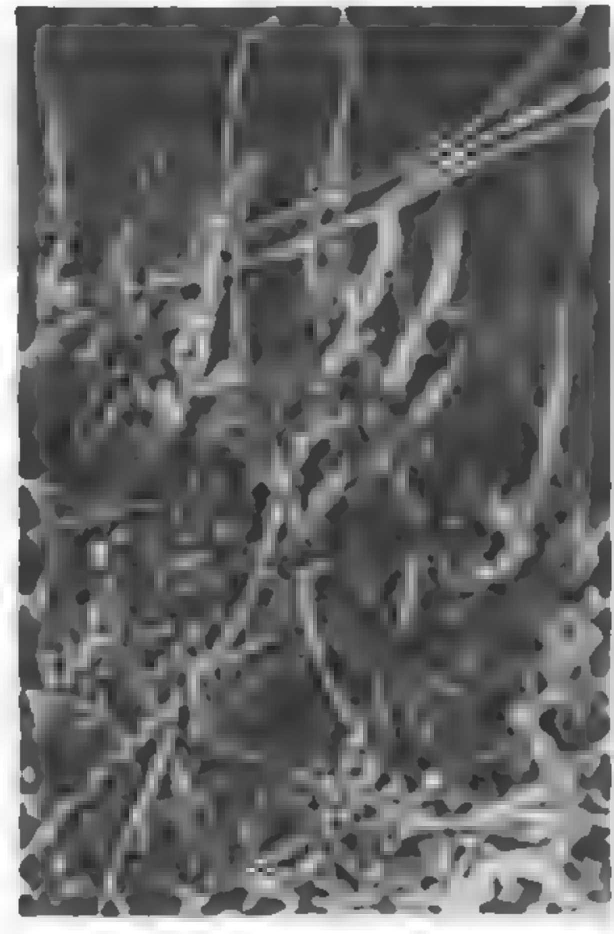


Фото 11. Макропаразиты растений. *Наверху слева*: *Orobanche gracilis*, заразиха, паразитирующая на бобовых. *Наверху справа:* подладанник (*Cytinus hypocistis*), паразитирующий на корнях ладанника (*Cistus*). *Внизу*: повилика тимьянная *Cuscuta epithymum* растущая на вереске обыкновенном (*Calluna vulgaris*). (Фотографии Heather Angel.)

Некоторые полупаразиты развиваются на ветвях деревьев. У таких видов, как например, омела и близких к ней форм, а также у других полупаразитов семена довольно крупные. В большинстве случаев (возможно, всегда) они разносятся птицами, поедающими мясистые односеменные плоды (рис. 5.9). Семена либо отделяются от плода, когда птица трет им о кору, либо проглатываются вместе с ним и выделяются с экскрементами.

Полупаразиты деревьев проникают в заболонь хозяина, либо с помощью одной первичной гаустории, ветвящейся в коре и иногда кольцом оплетающей ветвь изнутри, либо развивая на поверхности ветви корневую систему, от которой в разных местах в ткани хозяина внедряется множество гаусторий. Бесспорно, присутствие на ветвях полупаразитов замедляет рост хозяина. Во Франции объем стволов пихты белой в насаждениях, пораженных омелой, уменьшился на 19% (Klepak, 1955), а карликовая омела в сообществах сосны скученной широкохвойной в Колорадо привела к потере трети деловой древесины (Gill, 1957).

Существует много типов имеющих важное медицинское значение животных-макропаразитов со сложным жизненным циклом. Ленточные черви, например, во взрослом состоянии, являясь кишечными паразитами, поглощают питательные вещества хозяина непосредственно поверхностью своего тела, состоящего из большого числа члеников (проглоттид), нарастающих за прикрепленной к стенке кишки головой. Большинство дистальных проглоттид содержит многочисленные яйца и выводится из организма хозяина с экскрементами. Личиночные стадии жизненного цикла проходят в одном или двух промежуточных хозяевах, после чего снова следует инвазия основного хозяина. На рис. 12.5 схематически показан жизненный цикл двух видов ленточных червей, паразитирующих в кишечнике человека. Существуют также ленточные черви, промежуточным (личиночным) хозяином которых служит человек. Это, например, *Echinococcus granulosus*, личинки которого, проникнув в ткани различных внутренних органов, особенно печени и легких, развиваются в огромные пузыри (кисты).

Шистозомы, вызывающие шистозомоз (бильгарциоз) у человека, — представители гораздо более обширной группы червей, трематод, в жизненном цикле которых половое размножение происходит в теле наземных позвоночных, а бесполое — в моллюсках (рис. 12.6). Например, после бесполого деления *Shistosoma mansoni* внутри брюхоногого моллюска в воду выходят свободноживущие личинки, проникающие в тело человека через кожу. С током крови они попадают в печень, где созревают и спариваются. Затем черви мигрируют в кровеносные сосуды кишечника, где могут жить, образуя яйца в течение многих лет. Через поврежденные ткани хозяина яйца попадают в экскременты и с ними выводятся во внешнюю среду. Таким образом, шистозомы являются макропаразитами человека и одновременно микропаразитами брюхоногих. Они поражают стенки пищеварительного тракта, откладывая в них яйца, а также кровеносные сосуды печени и легких, когда яйца там задерживаются.

Долгоживущими паразитами человека с личиночным развитием в кровососущих насекомых-переносчиках, являются немато-



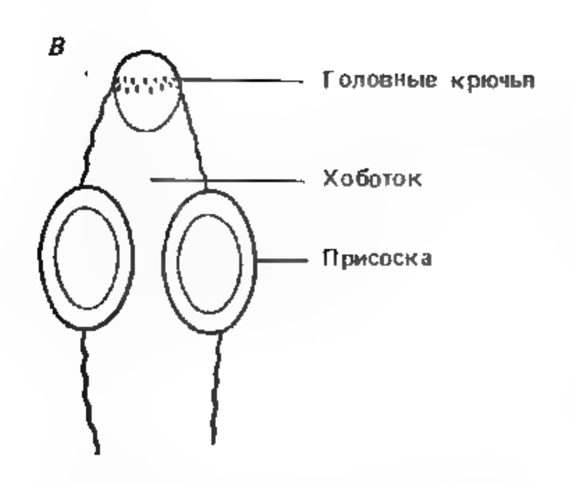
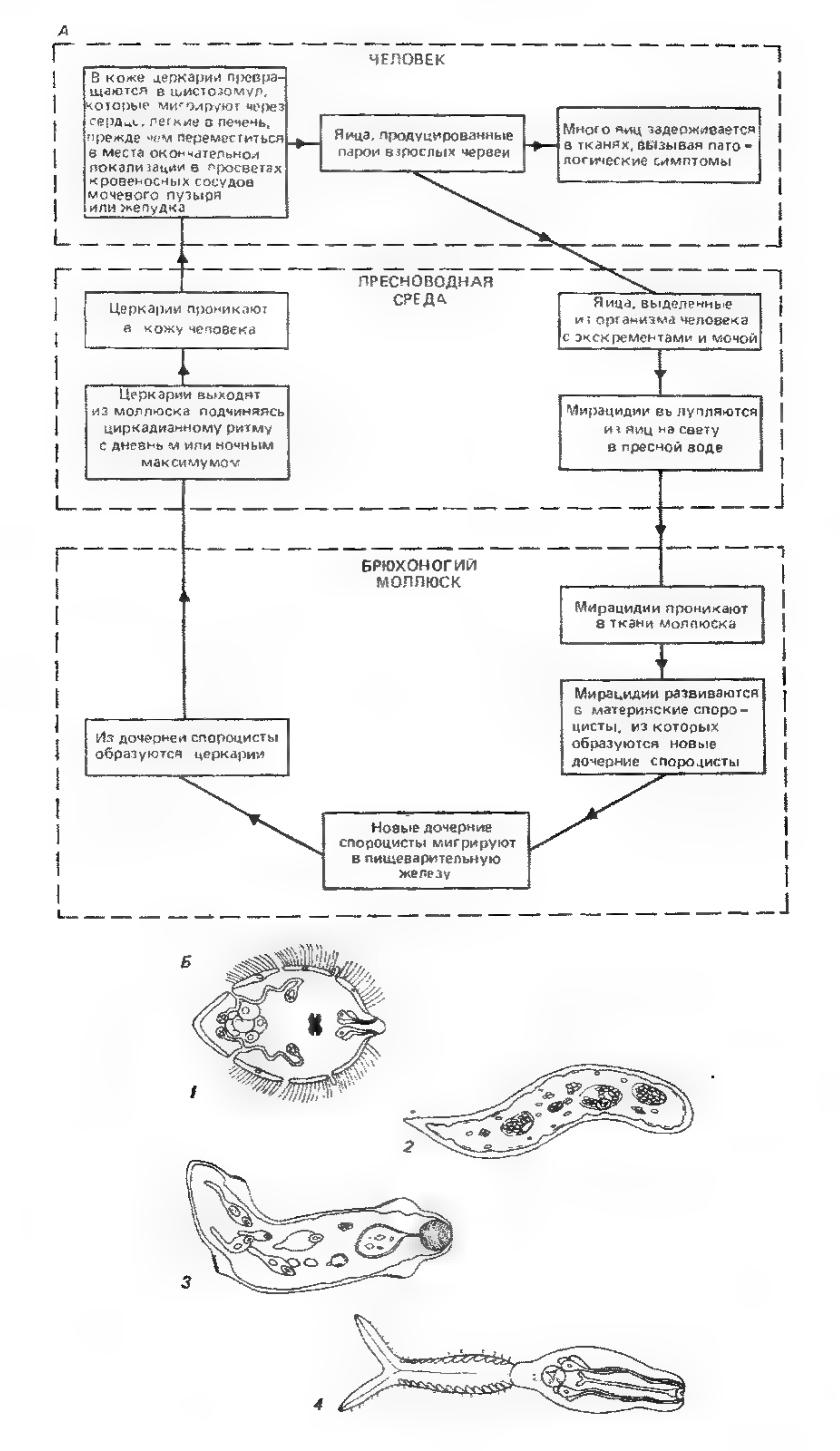


Рис. 12.5. *А*, *Б*. Жизненный цикл двух видов ленточных червей, паразитирующих в кишечнике человека. *А*. *Diphyllobothrium latum*, который передается с не вполне приготовленной рыбой. *Б*. *Taenia saginata*, который передается с сырым или недожаренным мясом. *В*. Четыре мускульные присоски и загнутые назад крючья у *Echinococcus granulosus*, паразита собак, позволяют ленточному червю «заякориться» в кишечнике. (По Whitfield, 1982.)

ды филярии (рис. 12.7). *Wuchereria bancrofti*, вызывающая вухериоз, вредит хозяину, накапливаясь во взрослом состоянии в его лимфатической системе (в классической, но редко встречающейся форме приводит к акромегалии). Личинки (микрофилярии) выходят в кровь, откуда поглощаются комарами из семейства Culicidae, которые передают более развитых инвазионных личинок новому хозяину. *Onchocerca volvulus*, вызывающая «речную слепоту», переносится мошками (их личинки живут в реках, чем и объясняется название болезни). В этом случае основной вред наносят именно микрофилярии, попадающие в кожу и достигающие глаз.

Среди макропаразитов растений передача возбудителя через промежуточных хозяев встречается относительно редко; исключением являются ржавчинные грибы. Например, жизненный цикл черной стеблевой ржавчины (рис. 12.8) включает две фазы с переносом спор ветром от хозяина-злака (например, пшеницы)


А
ЧЕЛОВЕК
В коже церкарии превращаются в шистозомул, которые мигрируют через сердце, легкие в печень, прежде чем переместиться в места окончательной локализации в просветах кровеносных сосудов мочевого пузыря или желудка
Яйца, продуцированные парой взрослых червей
Много яиц задерживается в тканях, вызывая патологические симптомы
ПРЕСНОВОДНАЯ СРЕДА
Церкарии проникают в кожу человека
Яйца, выделенные из организма человека с экскрементами и мочой
Церкарии выходят из моллюска подчиняясь циркадианному ритму с дневным или ночным максимумом
Мирацидии вылупляются из яиц на свету в пресной воде
БРЮХОНОГИЙ МОЛЛЮСК
Мирацидии проникают в ткани моллюска
Мирацидии развиваются в материнские спороцисты, из которых образуются новые дочерние спороцисты
Из дочерней спороцисты образуются церкарии
Новые дочерние спороцисты мигрируют в пищеварительную железу
Б
1
2
3
4

на барбарис (*Berberis vulgaris*) и другие виды растений, а затем снова на злак. На злаке в течение сезона у возбудителя может проходить несколько циклов развития, в ходе которых споры заражают растение, гриб образует на листьях и стеблях пораженные участки, откуда рассеиваются новые споры, заражающие в свою очередь другие экземпляры того же вида злаков. Этот процесс иногда длится большую часть вегетационного периода и по существу является интенсивным размножением отдельных клонов гриба, половое размножение которого, сопровождающееся рекомбинацией, происходит на другом хозяине[1].

Барбарис заражается вторичными гаплоидными спорами (базидиоспорами), которые образуются из перезимовавших покоящихся спор (телейтоспор), развивающихся на злаке в конце сезона. Споры на барбарисе прорастают в гаплоидные гифы, «оплодотворяемые» специализированными спорами (по существу — гаметами) с участием насекомых. Здесь же паразит образует пораженные участки, из которых рассеиваются споры другого типа (эцидиоспоры) способные заражать только злаки. Барбарис — долгоживущий кустарник, и ржавчинные грибы сохраняются на нем. Это растение может, таким образом, служить первичным и устойчивым очагом заражения однолетних злаков.

12.3. Передача и распространение

Приемлемые единицы изучения: особи макропаразитов и хозяев, зараженных микропаразитами.

Изучением развития заболевания в популяции хозяина данного возбудителя занимается *эпидемиология*. Однако методы практического исследования зависят от типа паразита. Количество макропаразитов внутри хозяина или на нем (например, глистов в кишечнике или пораженных участков на растении) обычно можно оценить хотя бы приблизительно, просто пересчитав их (по крайней мере в тех случаях, когда паразиты не размножаются). Удобная единица исследования при этом — сам макропаразит. Микропаразиты слишком мелки, часто очень мно-

Рис. 12.6. *А*. Жизненный цикл шистозомы человека. *Б*. Личиночные стадии дигенетических сосальщиков (шистозомы относятся к классу дигенетических сосальщиков): *1* — покрытая ресничками личинка, заражающая моллюсков (мирацидий); *2* — спороциста, развивающаяся в моллюске; *3* — редия, которая мигрирует в пищеварительную железу моллюска и может в ней делиться, постоянно выделяя *4* — личинок, которые покидают моллюска; эти личинки, церкарии, иногда заражают хозяина непосредственно или же образуют покоящуюся цисту, которая поедается хозяином. (По Whitfield, 1982.)

[1] Это не вполне точно. На злаках происходит кариогения, а на втором хозяине только плазмогамия с образованием дикарионов. — *Прим. ред.*

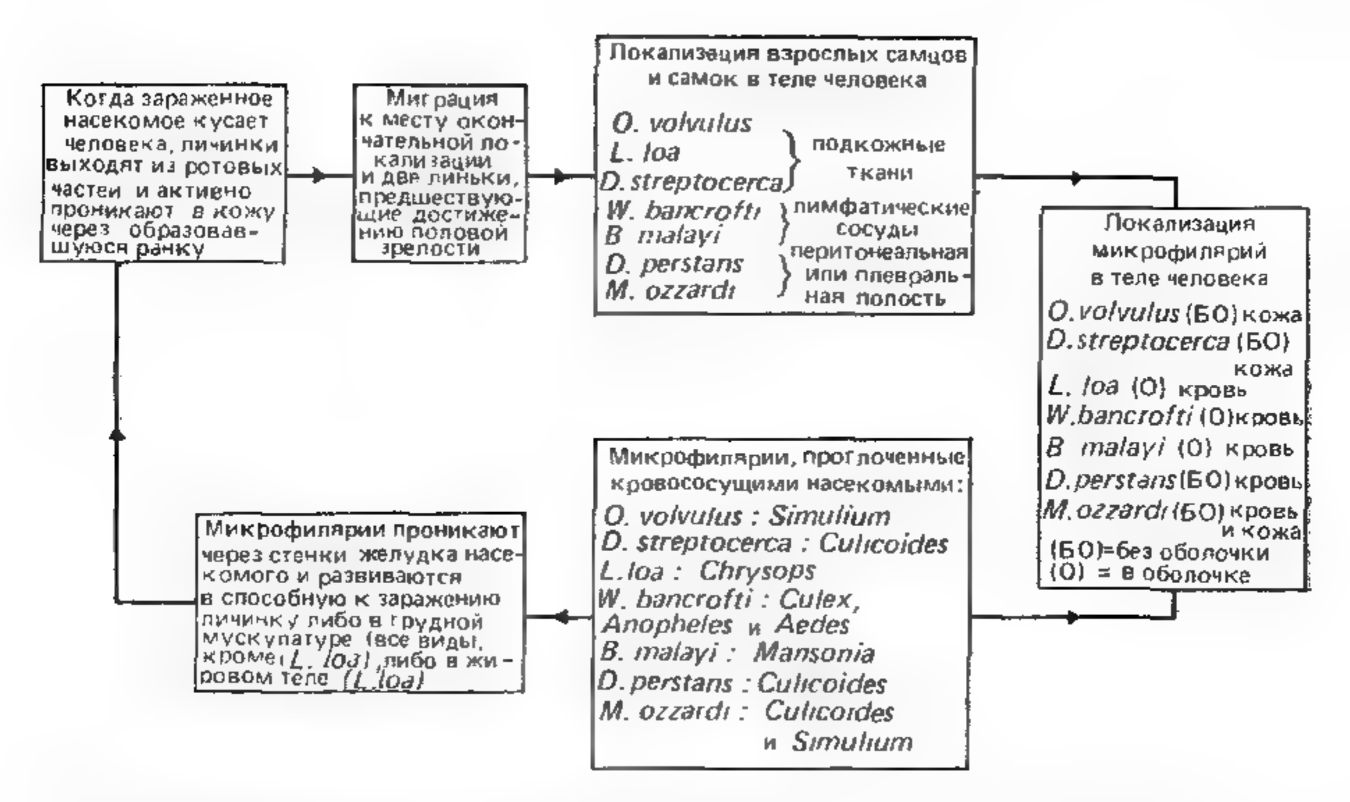


Рис. 12.7. Жизненный цикл семи наиболее важных паразитов — филярий человека. Филярии — это долгоживущие черви из нематод, которые переносятся кровососущими хозяевами. (По Whitfield, 1982.)

гочисленны и способны быстро размножаться прямо в теле хозяина. Поэтому, подсчитать их число здесь обычно невозможно, и на практике за единицу изучения принято брать самого хозяина. Другими словами, эпидемиолог в данном случае подсчитывает зараженных хозяев, а не количество возбудителей. При изучении паразита с более сложным жизненным циклом (например шистозомы), единицами исследования будут как хозяева (в моллюске этот червь размножается), так и сами паразиты (в теле человека они растут, но не размножаются). В принципе различение микро- и макропаразитов имеет скорее методическое, чем фундаментальное значение: оно определяет способ, с помощью которого их изучают.

12.3.1. Хозяева как «острова»: передача возбудителей

На передачу влияет частота контактов, следовательно популяционные плотности. — Распространение болезни зависит от расстояния между хозяевами. — Патогены, переносимые ветром: кривая передачи с эксцессом выше нормального.

Важнейшей стадией в эпидемиологии любого заболевания является передача паразита от одного хозяина к другому. Джензен (Janzen, 1968, 1973) предложил рассматривать отдельных хозяев как «острова», заселяемые паразитами. Чем дальше, например, отдельное растение (или лист) находится от других рас-

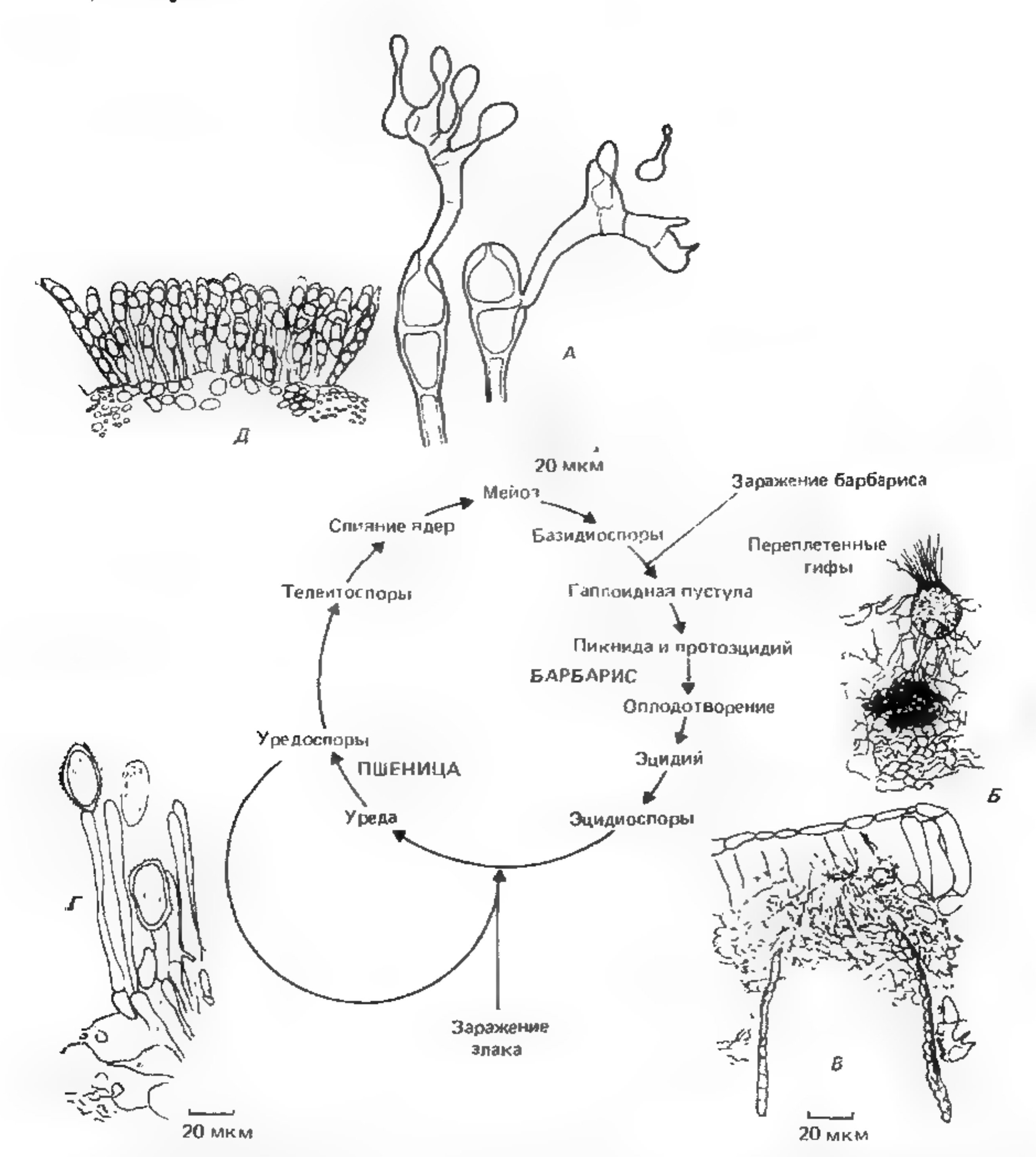


Рис. 12.8. Жизненный цикл черной стеблевой хлебной ржавчины (*Puccinia graminis*). *А*. Покоящиеся споры (телейтоспоры) развивают и образуют мелкие базидиоспоры, которые разносятся ветром и заражают барбарис (*Berberis vulgaris*). Гриб развивается в листе барбариса и образует телейтопустулы, которые участвуют в половом размножении (*Б*) и которые после оплодотворения дают начало новым пустулам (эцидиям), выделяющим двухядерные эцидиоспоры. *В*. Эцидиоспоры заражают злаки, в том числе и хлебные, где развиваются и образуют совершенно различные типы пустул (уреды) *Г*. Эти пустулы в свою очередь выделяют уредоспоры, которые могут снова заражать злак. К концу сезона вегетации развиваются покоящиеся телейтоспоры, и цикл возобновляется (*Д*). (По Webster, 1970.)

тений (листьев) того же вида, тем меньше вероятность его заселения. Если от других особей своего вида оно изолировано иными видами, передача возбудителя скорее всего прервется там, где он столкнется с непригодными для заселения организмами.

Это, вероятно, одна из причин того, что болезни растений в природе редко носят характер обширных эпидемий: в природных условиях одновидовые заросли хозяев встречаются редко. Зато такие эпидемии наблюдаются в сельскохозяйственных посевах, которые можно сравнивать не с островами в море прочей растительности, а уже с «материками» — крупные площади здесь заняты одним видом (а чаще всего одной разновидностью).

В случае с животными-хозяевами из-за их подвижности сравнение с островами менее очевидно, но до некоторой степени эта аналогия справедлива и здесь. Человека, зараженного малярийным плазмодием, можно рассматривать как остров. Возбудитель малярии может переселяться с одного «острова» на другой только с помощью переносчика, комара. Ограниченный радиус полета комаров соответствует расстоянию между островами-хозяевами.

Неудивительно, что факторы, определяющие скорость распространения возбудителей среди хозяев, зависят от типа паразита. В случае непосредственно передающихся микропаразитов заражение происходит или при физическом контакте между особями хозяина или с помощью очень короткоживущего инфекционного агента, и чистая скорость распространения обычно прямо пропорциональна частоте встреч зараженных хозяев с восприимчивыми незараженными. Следовательно, в плотной популяции потенциального хозяина она всегда будет выше, чем в разреженной. Действительно, скорость распространения часто меняется по сезонам, что связано с влиянием климатических факторов на частоту контактов между особями вида-хозяина или на устойчивость короткоживущих инфекционных стадий. Сезонные изменения частоты контактов играют важную роль в эпидемиологии многих обычных вирусных заболеваний человека, например кори, свинки и ветряной оспы (Anderson, 1982).

Когда заражение связано с долгоживущей инфекционной стадией возбудителя, скорость распространения паразита обычно прямо пропорциональна частоте контактов между хозяевами и этими стадиями (следовательно, зависит от плотности обеих популяций). С другой стороны, если микропаразиты передаются переносчиком, скорость их передачи хозяевам пропорциональна «частоте нападений переносчика на хозяина», которая, в свою очередь зависит от общей частоты «нападений» и доли восприимчивых особей в популяции хозяина. Скорость передачи возбудителей от зараженных хозяев к восприимчивым переносчикам зависит от частоты «нападений» последних и доли зараженных особей в популяции хозяина.

Многие болезни растений, возбудители которых находятся в почве, передаются от одного растения-хозяина к другому через корневые контакты или путем распространения гриба в почве

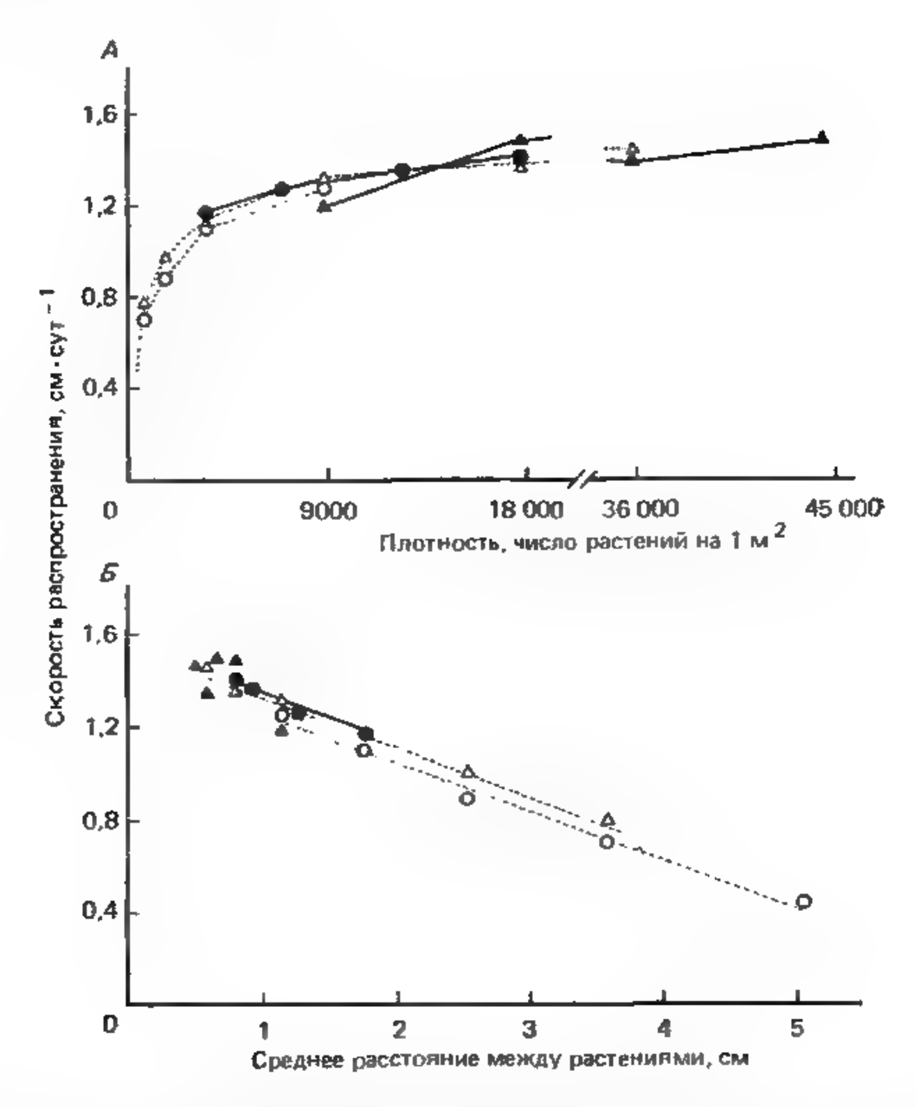


Рис. 12.9. Скорость распространения патогенного гриба *Pythium irregulare* в популяциях кресс-салата (*Lepidium sativum*) от зараженных проростков, помещенных у края посевов. Показано распространение заболевания в зависимости от плотности посадки кресс-салата (*А*) и в зависимости от среднего расстояния между растениями (*Б*). Различные знаки обозначают разные повторности. (По Burdon, Chilvers, 1975.)

от «пункта питания» на зараженном растении, другому — незараженному. Например, настоящий опенок (*Armillaria mellea*), пронизывая почву нитевидными «ризоморфами», заражает других хозяев (обычно, деревья или кустарники), достигая их корней. С распространением такого паразита в древесных насаждениях можно бороться, выкапывая на его пути канаву, т. е. чисто физически предотвращая его переход «с острова на остров». В пространстве гораздо меньшего размера скорость распространения грибов рода *Pythium*[1], поражающих и губящих проростки многих высших растений, зависит от того, насколько близко друг от друга расположены проростки (рис. 12.9). Как в садовых, так и в лесных насаждениях, массовое заражение

[1] В некоторых классификациях этот и близкие роды не включают в царство грибов, а относят к отделу оомицетов царства протистов. — *Прим. ред.*

растений этим паразитом предотвращается за счет разрежения посевов. Для заболеваний, возбудители которых обитают в почве, характерно распространение эпидемий в виде «фронтов» или «горизонтов инфекции». Сходный пример — заболевание, называемое утолщением побегов какао — известен и для надземных частей растений. Эта вирусная инфекция переносится мучнистыми червецами, не способными к полету, и, поэтому, распространяется она в основном среди непосредственно контактирующих деревьев. Растения какао выращивают именно в таких условиях, в виде «материков» соприкасающихся между собой деревьев, вследствие чего с 1922 по 1930 г. эта болезнь распространилась в Западной Африке, уничтожив плантации какао на огромных площадях.

В случае заболеваний, возбудители которых разносятся ветром, очаги заражения могут возникать на большом расстоянии от первичного источника инфекции, однако локальная скорость распространения эпидемии строго зависит от расстояния между растениями. Для переносимых ветром стадий жизненного цикла (спор, пыльцы, семян) обычно характерна узкая и сильно вытянутая вверх кривая распределения в пространстве (о такой кривой говорят, что она имеет «эксцесс выше нормального»): лишь малое число экземпляров уносится на большое расстояние, а большинство их оседает вблизи источника. Примером ярко выраженного расселения ветром паразита животных может служить вирус ящура домашних животных (Davidson, 1983). В Великобритании эта болезнь обычно не наблюдается, но иногда отмечаются случаи, связанные с дальним переносом возбудителя, например, из Нидерландов в восточную Англию. На таком расстоянии очаги инфекции возникают редко, но заболевание очень быстро может распространиться в крупных стадах, особенно в условиях высокой скученности животных, пригнанных на рынок. В Великобритании, вследствие ее островного положения, эффективная борьба с ящуром ведется путем обязательного забоя всех зараженных и предположительно контактировавших с ними животных. В материковой Европе такой подход себя не оправдывает, и применяется вакцинация.

12.3.2. Заболевание в смеси видов и генотипов

Смешивание снижает популяционную плотность. — Смеси восприимчивых и иммунных форм.

В главах, посвященных взаимодействиям хищников и жертв, говорилось, что определенный хищный вид часто строго специализируется на конкретном поедаемом виде (монофагия). Такая специфичность нередко гораздо сильнее развита в отношениях между паразитами и хозяевами. Помимо очень часто встречаю-

щейся приуроченности паразита к одному виду хозяина, иногда для заражения необходимо и соответствие их определенных генотипов. В наиболее выраженной форме можно говорить об однозначном соответствии генов, определяющих патогенность паразита и генов, определяющих устойчивость хозяина. Природные популяции хозяев и паразитов обычно включают множество генотипов. В таких условиях эффективная плотность популяции хозяина (для определенной расы паразита) соответствует плотности лишь восприимчивых, а не всех вообще хозяев.

В сельском и лесном хозяйстве профилактика иногда включает создание смешанных культур разных видов или разных генотипов одного вида. При этом эффективная плотность каждого вида (генотипа) снижается — он «разбавляется» другими. В смешанной культуре каждая устойчивая к заболеванию форма может служить барьером, сдерживающим распространение инфекции среди восприимчивых особей.

В сельском хозяйстве устойчивые сорта стимулируют эволюцию паразитов: мутанты, способные поражать устойчивую линию, сразу же получают выигрыш в приспособленности. Новые, устойчивые к болезням сорта растений, как правило, широко внедряются в практику, но затем часто и довольно неожиданно становятся жертвой неизвестной ранее расы патогена. Начинают использовать новый устойчивый сорт — через некоторое время появляется новая раса возбудителя. Такой цикл «бумов и спадов» повторяется бесконечно. Эта ситуация создает для патогенов условия непрекращающейся эволюции и непрерывно обеспечивает работой селекционеров растений (см. с. 615 и рис. 12.26).

Разорвать порочный круг можно путем продуманного смешивания сортов таким образом, чтобы в посевах не преобладала ни определенная вирулентная раса патогена, ни какая-то одна из восприимчивых линий культурного растения. Использовались различные варианты такого подхода, включая случайные смеси различных генотипов и комбинации нескольких линий (популяции, внутри которых сохраняется разнообразие только в отношении генов устойчивости к заболеванию). Действительно, такими способами удается сдерживать распространение заболевания. Например, рис. 12.10 показывает, как смешивание различных сортов картофеля влияет на развитие фитофтороза.

После распространения эпидемии в популяции высших животных, выздоровевшие особи могут приобрести иммунитет (см. с. 594). В результате они начинают играть в популяции ту же роль, что и изначально устойчивые формы, снижая плотность, или частоту контактов с возбудителем восприимчивых особей, а тем самым и скорость размножения паразита и распространения заболевания. В медицинской практике популяцию

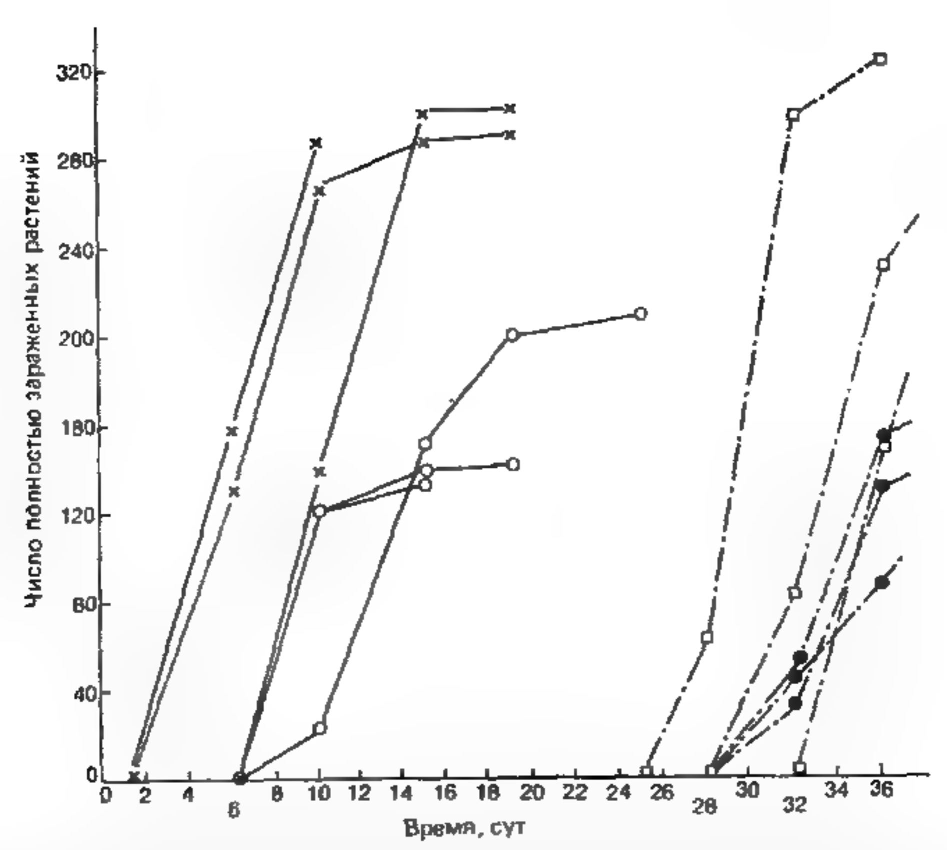


Рис. 12.10. Скорость распространения инфекции, вызванной возбудителем фитофтороза картофеля (*Phytophthora infestans*) в чистых культурах картофеля сортов «Пентланд Кроун» и «Пентланд Делл» и в смешанной посадке из двух сортов. Крестики—монокультура «Пентланд Кроун»; квадраты — монокультура «Пентланд Делл»; белые кружки — «Пентланд Кроун» в смешанных посадках; черные кружки — «Пентланд Делл» в смешанных посадках. (По Skidmore, 1983.)

иммунных организмов можно получить путем вакцинации. Ее не обязательно проводить для всех животных — достаточная доля иммунных особей даст смешанную группу, в которой восприимчивые встречаются настолько редко, что эффективное распространение возбудителя предотвращается. В случае с корью в западных странах для того, чтобы создать нужную плотность восприимчивых организмов и предупредить возникновение эпидемии, необходимо вакцинировать 92—94% детей (Anderson, 1982).

12.3.3. Размещение паразитов и зараженных хозяев

Паразиты обычно размещены агрегированно. — Частота встречаемости, интенсивность и средняя интенсивность заражения. — Размещение, частота встречаемости и средняя интенсивность заражения.

Размещение паразитов в популяциях хозяев редко бывает случайным — обычно оно агрегированное, т. е. многие особи хозяина, если и заражены, то лишь малым числом паразитов, а немногие — большим количеством (рис. 12.11). В некоторых

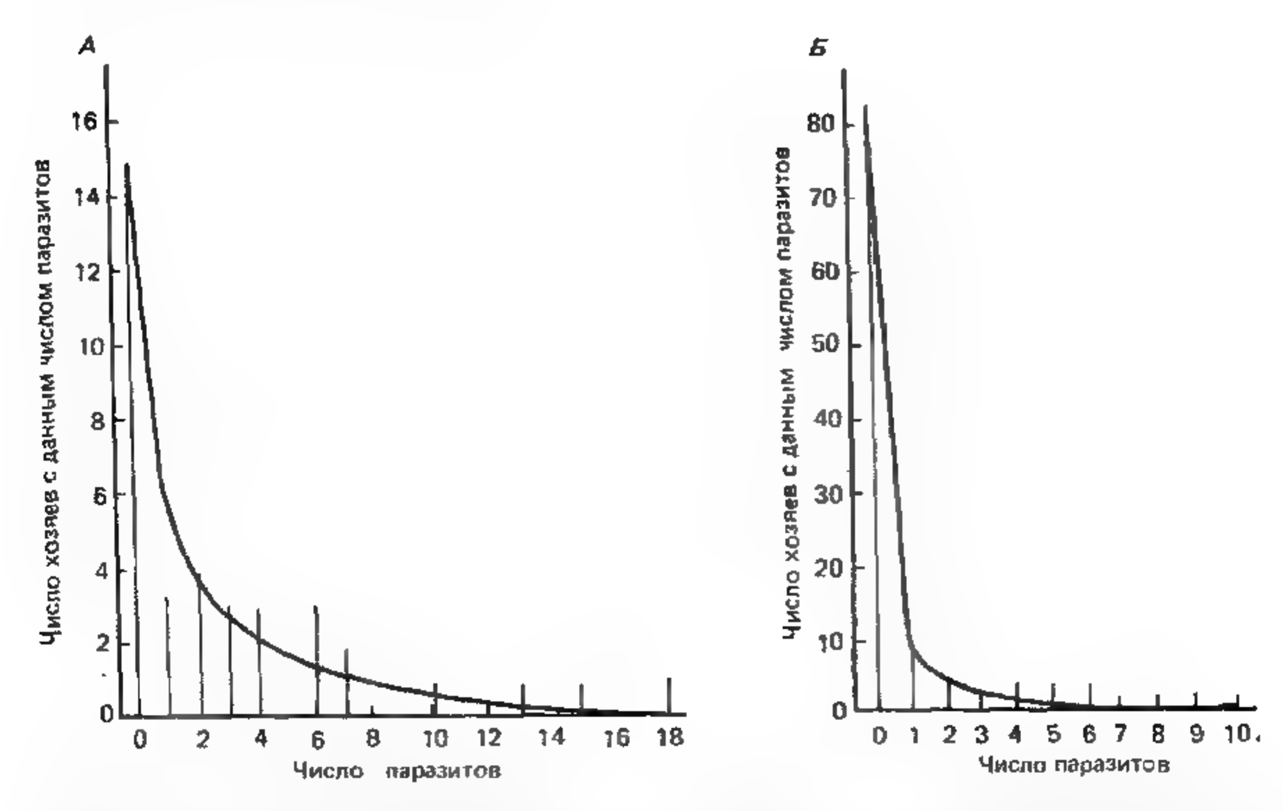


Рис. 12.11. Примеры агрегированных (групповых) размещений паразитов у хозяев, которые хорошо аппроксимируются отрицательным биномиальным распределением. Вертикальные линии представляют собой наблюдаемые частоты, а жирная линия — соответствующее отрицательное биномиальное распределение. *А*. Размещение *Toxicara canis* кишечной нематоды, паразитирующей у лис. *Б*. Вошь (*Pediculus humanis capitis*), паразитирующая на людях. (По Watkins, Harvey, 1942; Williams, 1944.)

случаях агрегированность возникает непосредственно благодаря кривой пространственного распределения инфекционных единиц с эксцессом выше нормального, когда скопления их разрастаются вокруг первичных очагов заражения. Когда паразиты размножаются в теле хозяина, случайное размещение зараженных особей может быстро привести к весьма выраженной неравномерности: в одних паразиты будут отсутствовать, а в других дадут плотные популяции. Если паразиты распространяются медленно (например, при размножении бескрылой формы тлей), могут возникать их очень плотные локальные скопления. Вероятно, чаще всего они образуются из-за различной восприимчивости хозяев к инфекции (это может быть связано с генетическими, поведенческими различиями или факторами среды).

В таких локально агрегированных популяциях оценка средней плотности паразитов часто лишена смысла. Когда один человек заражен сибирской язвой, что может дать информация о средней плотности *Bacillus anthracis* в группе людей! Наиболее широко используемый статистический показатель в эпидемиологии микропаразитов — *частота встречаемости* заболевания; т. е. доля или процент особей в популяции хозяев, зараженных данным паразитом. Это очень удобно, поскольку численность самих паразитов здесь определить невозможно

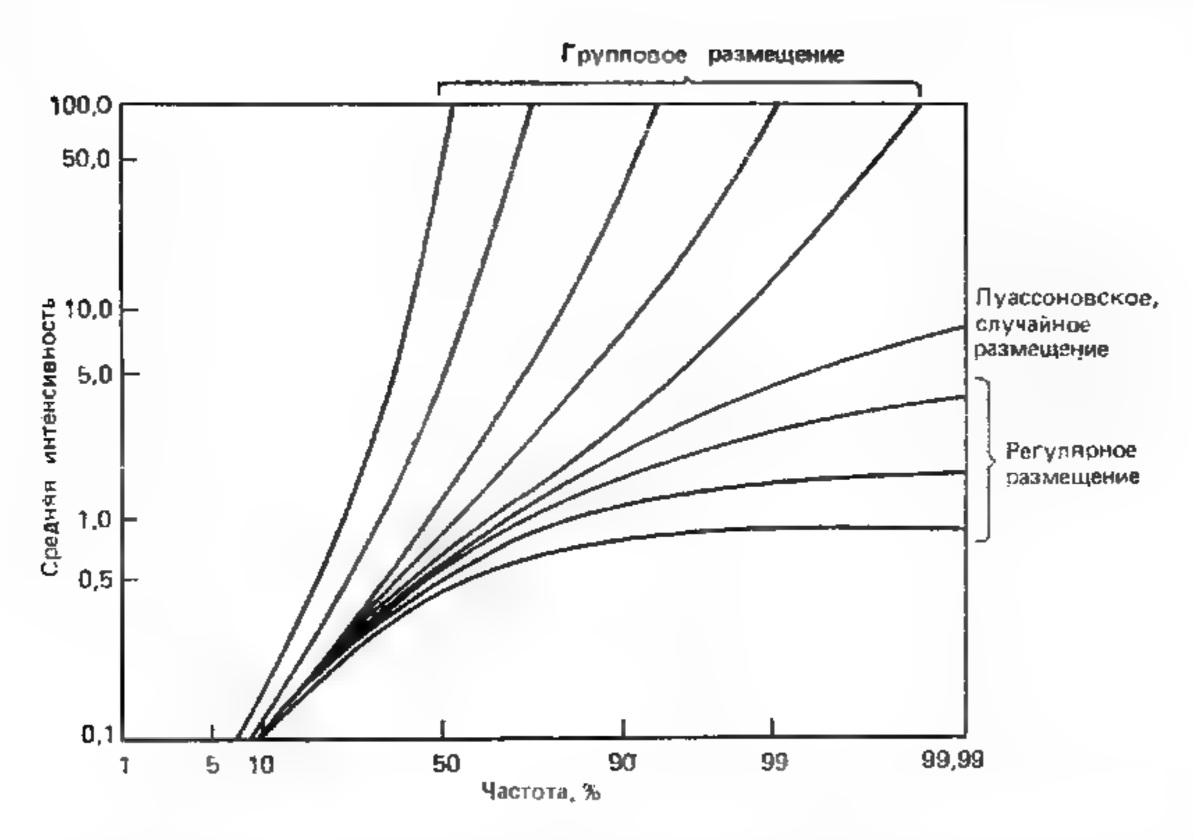


Рис. 12.12. Связь между частотой встречаемости и средней интенсивностью зараженности для агрегированного, случайного и регулярного размещений паразитов у хозяев. (По Anderson, 1982.)

(единица исследования — сам зараженный хозяин). С другой стороны, масштабы заражения часто прямо связаны с количеством паразитов в(на) теле хозяина, особенно в случае макропаразитов; этот параметр называют *интенсивностью* заражения, т. е. *средней интенсивностью* заражения можно считать среднее число паразитов, приходящееся на одного хозяина во всей его популяции (включая и незараженных особей).

Зависимость между частотой встречаемости и средней интенсивностью заражения для разных типов частотного распределения показана на рис. 12.12. Если паразиты размещены равномерно, то при относительно высокой частоте встречаемости средняя интенсивность окажется по сравнению с ней низкой. Это может быть связано с зависящей от плотности смертностью среди паразитов (см. ниже), приобретенной устойчивостью хозяев к повторному заражению или гибелью наиболее интенсивно зараженных хозяев. В более распространенном случае агрегированного размещения средняя интенсивность сравнительно высока при сравнительно низкой встречаемости. Эпидемиологические последствия агрегированного размещения паразитов будут обсуждаться ниже; а мы вернемся к встречаемости и интенсивности заражения в виде более общих понятий «обычность» и «редкость» в гл. 15.

12.4. Хозяин как местообитание

Местообитание паразита — живое существо. — Связь паразитов с хозяевами неодинаково тесная. — Хозяин — неоднородная среда. — Специфика местообитания внутри хозяина. — Паразиты могут искать местообитания внутри хозяина.

Существенное различие в экологии между паразитами и свободноживущими формами заключается в том, что местообитаниями первых являются сами живые организмы. Такие местообитания способны к росту (увеличению числа и(или) размера особей), реагированию (т. е. *активному* ответу на присутствие паразита изменением своих свойств, развитием иммунных процессов, перевариванием или изоляцией паразитов), эволюции (каждый хозяин — потомок предшествующих хозяев и продукт естественного отбора); а в случае многих животных — к подвижности, причем характер этого перемещения сильно влияет на расселение (передачу) паразита от одного потенциального хозяина к другому.

Паразиты (как и мутуалисты — см. гл. 13) различаются по тому, насколько тесно они связаны со своим местопребыванием, т. е. с хозяином. С одной стороны, существуют эктопаразиты, которые питаются телом хозяина, находясь на его поверхности. Примерами из числа паразитов животных могут служить блохи, вши, клещи, моногенетические сосальщики и даже некоторые грибы; среди паразитов растений можно назвать тлей и настоящую мучнистую росу, которые селятся на поверхности листьев, проникая в ткани хозяина своими стилетами (тли) или гаусториями. Экзопаразиты, как и их хозяева, в некоторой степени испытывают влияние внешней среды; они слабо защищены от холода, высыхания и т. д. Паразиты некоторой промежуточной группы обитают в полостях тела хозяина, например глисты — в пищеварительном тракте, легких и евстахиевых трубах животных, мицелии грибов — в межклетниках растения. Такие паразиты могут вовсе не проникать в клетки хозяина, находясь в строгом смысле «вне» клеточного тела, но в создаваемой им среде. Наконец, многие паразиты проникают непосредственно в ткани и клетки хозяина. Микропаразиты часто бывают полностью внутриклеточными. Малярийный плазмодий и пироплазмы, вызывающие бабезиозы у домашних животных, живут в эритроцитах позвоночных, простейшие из рода *Theileria* — в лимфоцитах и эпителиальных клетках крупного рогатого скота, овец и коз, а также в клетках слюнных желез клещей, которые переносят заражения. Среди паразитов высших растений в клетках хозяина обычно растут и делятся вирусы, бактерии и примитивные грибы.

Каждый организм представляет собой неоднородную среду, совокупность потенциальных местообитаний. Даже бактериаль-

ная клетка неоднородна для поражающего ее бактериофага. Для паразитов млекопитающих кишечник, кровь, печень, мозг, поджелудочная железа и глаза представляют собой различные местообитания. Листья, стебли, корни, плоды и семена являются для паразитов растений различными ресурсами; они также создают для них неодинаковые физические условия и по-разному защищены от них (рис. 12.13). Разные виды хозяев, даже близкородственные, различаются по своим особенностям (характеру пищи, жизненному циклу, реакции на заражение), которые могут препятствовать заражению или делать организм непригодным для обитания паразита.

Распределение паразитов на жабрах рыб — превосходный пример экологической специализации внутри хозяина. У костистых рыб четыре пары жабер. Каждая жабра состоит из костной дуги, несущей первичные жаберные лепестки, в свою очередь состоящие из плотно упакованных вторичных лепестков. Они обеспечивают огромную поверхность газообмена и поселения паразитов. Благодаря постоянному току крови вблизи поверхности жабер и току омывающей их воды здесь создаются богатые кислородом микроместообитания. Здесь паразитируют грибы, простейшие, моногенетические сосальщики, метацеркарии трематод, веслоногие ракообразные, глохидии двустворчатых моллюсков, пиявки и клещи. Изучение рыбы *Lepomis gibbosus* в оз. Уэст-Лейк, Онтарио, (Hanek, 1972), показало, что на передней стороне в средних частях жабер сосредоточены моногенетические сосальщики, а на дорсальных и вентральных участках — веслоногие. Моногенетические сосальщики и глохидии чаще всего встречались на второй и третьей парах жабер, а веслоногий рачок *Ergasilus caeruleus* довольно равномерно распределен по всем парам.

Возможно, самым замечательным примером специализации по местообитаниям у паразитов является размещение грибов на теле насекомых. В роде *Laboulbenia* ряд видов поселяется на жуках, причем у жука *BemLidion picipes* разные виды встречаются на различных частях тела. Многие виды этих грибов можно точно определить, зная только пол жука и часть его тела, где они обнаружены (рис. 12.14).

Распределение многих паразитов на(в) теле хозяина ограничено теми участками, которые заселяются первыми, но в других случаях паразит ищет специфические для него места, мигрируя по хозяину. Хорошими примерами последнего случая могут служить гельминты. Так, нематода *Angiostrongylus cantonensis* в строгой последовательности сменяет местообитания в теле крысы (Mackerras, Saunders, 1955; Alicata, Jindrak, 1970). Эти паразиты проникают в стенки кишечника, большинство из них попадает в мелкие вены и с кровью переносятся через систему воротной вены к печени. Затем через заднюю

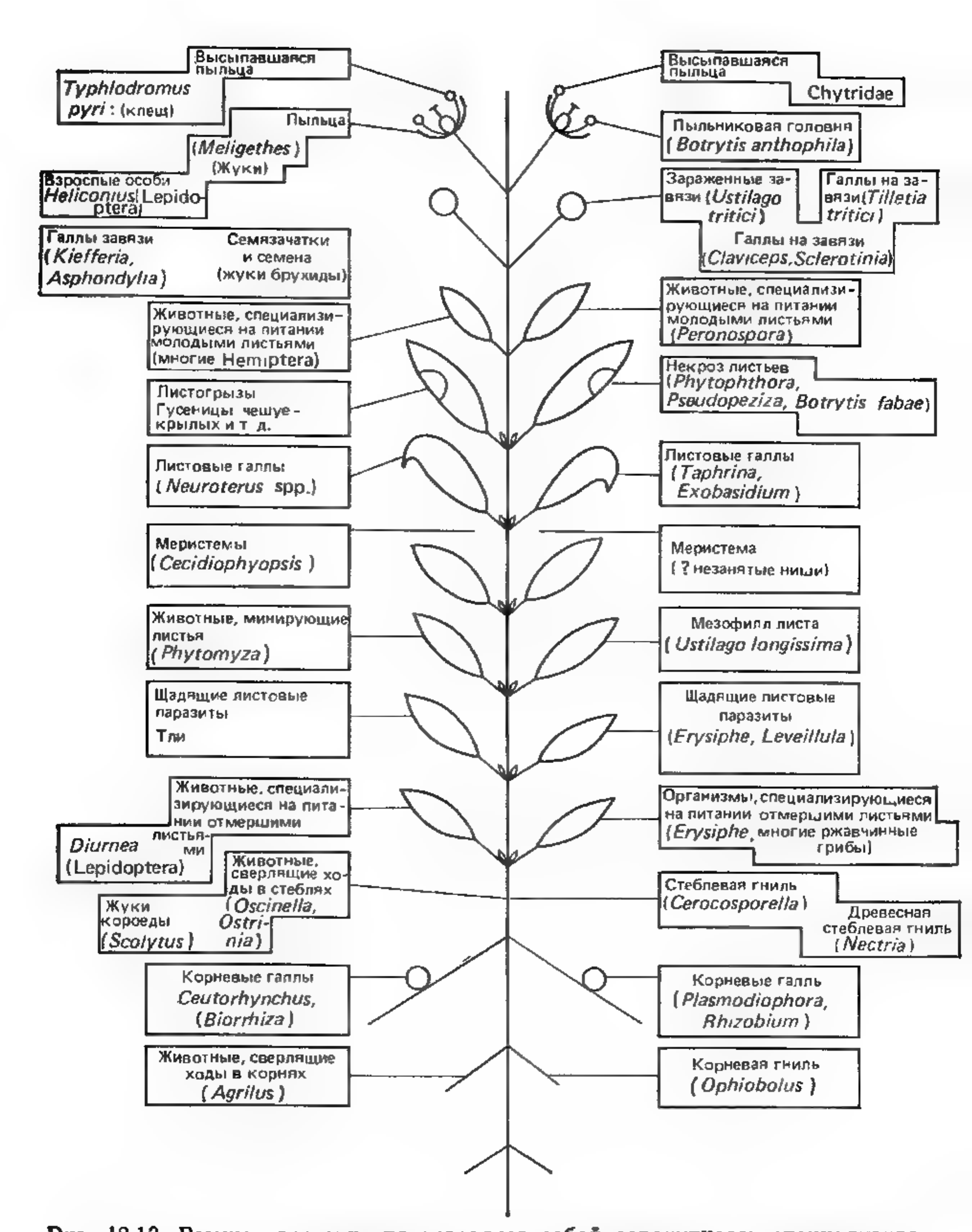


Рис. 12.13. Высшее растение представляет собой совокупность специализированных ниш, занятых болезнетворными грибами, хищными и паразитическими насекомыми. Сходную, хотя и менее разветвленную, диаграмму можно было бы составить для нематод и патогенных бактерий. Степень специализации по нишам на самом деле даже выше, чем показано на диаграмме: например виды *Neuroterus*, образующие галлы на листьях дуба, вероятно, специализированы на уровне подвидов в отношении обитания на кончике, середине или основании листа, а также в отношении возраста листьев (Askew, 1962; Hough, 1953). Некоторые организмы могут выбирать одну из двух высокоспециализированных ниш на одном и том же растении; например, в разные сезоны *Biorhiza pallida* образует галлы на корнях и меристеме побегов. (Из Harper, 1977.)

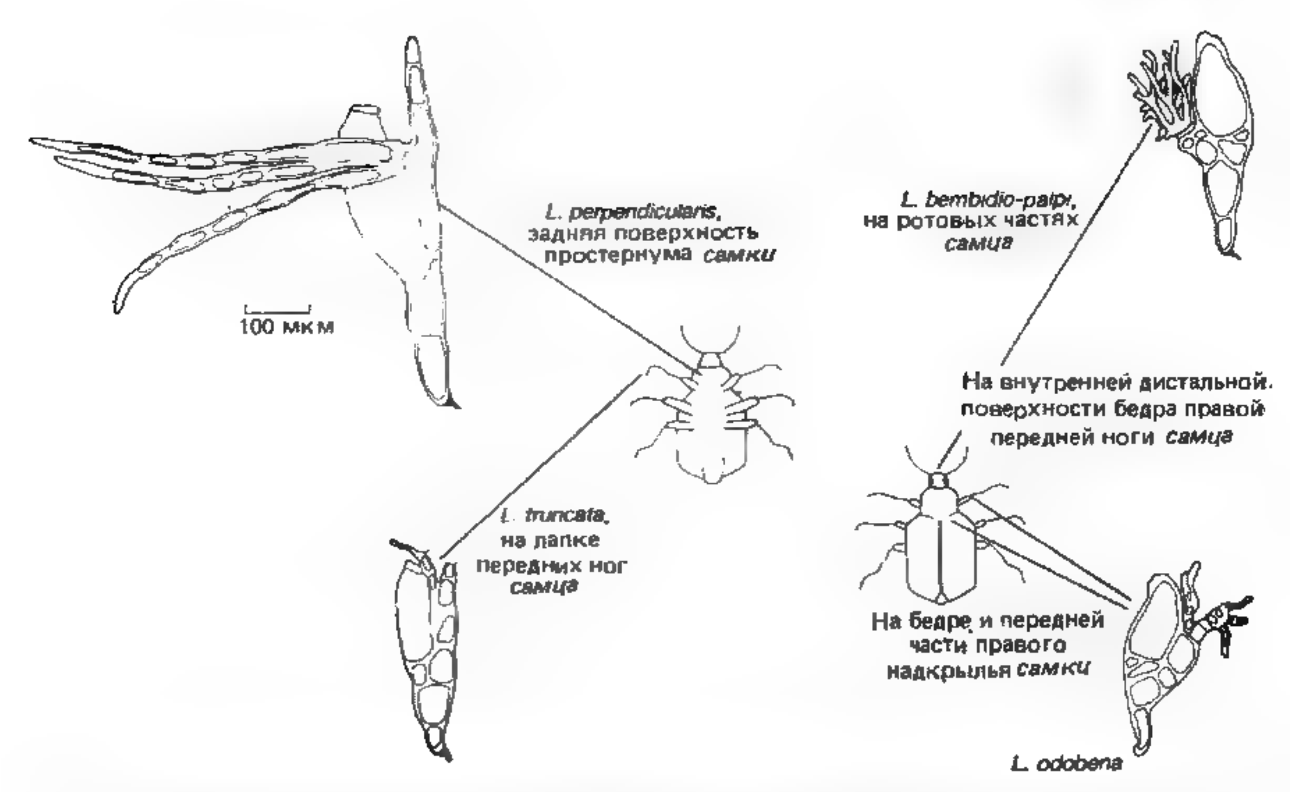


Рис. 12.14. Виды грибов рода *Laboulbenia*, паразитирующее на жуке *Bembidion picipes*. Каждый вид специализирован на определенных частях тела жуков и особях определенного пола. (Из иллюстраций в Benjamin, Shorer, 1952.)

полую вену они мигрируют в правое предсердие, оттуда через легочную артерию — в легкие, а потом возвращаются в большой круг кровообращения через сердце. Этими путями паразит расселяется по телу хозяина; затем молодые половозрелые особи проходят через мозговые вены, возвращаются в сердце и легкие и окончательно поселяются в легочных артериях.

Дигенетические сосальщики вида *Halipegus eccentricus*, поедаются головастиками и поселяются в проксимальном отделе их желудка. По мере развития головастиков во взрослых лягушек черви поднимаются вверх по пищеводу и проникают в евстахиевы трубы уха. Такой «хоминг», т. е. стремление к местообитанию-мишени, может быть продемонстрирован с помощью принудительной пересадки паразитов из одной части тела хозяина в другую (Alphey, 1970). Так, нематод *Nippostongilus brasiliensis* помещали в передний и задний отделы тонкой кишки крысы, после чего они возвращались в свое обычное местообитание в тощей кишке. Другую нематоду (*Spirocera lupi*) пересаживали в грудную полость собаки. Паразиты возвращались на стенку пищевода, где обычно встречаются (Bailey, 1972).

Перечисленные примеры относятся к тем формам, все тело которых перемещается внутри хозяина; в других случаях поиск местообитания может заключаться в прорастании (например, гриба) от места заражения в другую часть тела, где происходит образование спор. Так, пыльная головня пшеницы (*Ustilago tritici*) сначала попадает на выставленные рыльца цветка рас-

тения-хозяина, а затем тонкими гифами проникает в зародыш семени. Рост мицелия идет параллельно развитию всходов пшеницы и ее побегов. В конечном счете гриб быстро захватывает формирующиеся цветки, превращая их в массу спор. Твердая головня пшеницы (*Tilletia tritici*) заражает проросток и особенно мощно — внутри цветков, превращая завязь в пузырь, набитый своими спорами, внешне напоминающий гриб «дедушкин табак».

12.4.1. Зависимость от плотности внутри хозяев

Конкуренция между паразитами усиливается с увеличением плотности их популяции; вероятно, иммунный ответ хозяина — также.

Популяции паразитов занимают определенные участки в теле хозяина, поэтому следует ожидать, что своей жизнедеятельностью они иногда влияют друг на друга, т. е. между ними возможна конкуренция, а их рост, рождаемость или смертность зависят от плотности. Определить, каким образом регулируются популяции микропаразитов внутри клеток хозяина, крайне трудно. Однако, с популяциями более крупных паразитов (например, глистов) сравнительно легко экспериментировать, причем исследователь может контролировать плотность. В результате зависимость от нее самих паразитов удается довольно четко продемонстрировать (рис. 12.15). При экспериментальном заражении мыши ленточным червем *Hymenolepis microstoma* общая масса глистов в теле хозяина асимптотически растет, достигая некого «потолка», а масса отдельных особей паразита при этом уменьшается. При любом уровне зараженности хозяев общее число яиц глистов, образующихся в теле отдельных хозяев примерно одинаково. Эти закономерности очень напоминают некоторые из рассмотренных в гл. 7, особенно правило «постоянства конечного урожая», справедливое для многих популяций высших растений.

На печеночной двуустке (*Fasciola hepatica*) можно наблюдать сходный эффект скученности, а кроме того, две другие зависимости. С увеличением плотности популяции доля паразитов, достигающих половозрелости, снижается, а что еще важнее — стадия, на которой образуются яйца, наступает значительно позже. Это является непосредственной причиной снижения потенциальной скорости роста популяции двуустки.

Однако делать вывод о том, что зависимость от плотности вытекает из конкуренции между паразитами, следует с осторожностью. От плотности популяции паразитов обязательно зависит и интенсивность иммунной реакции на них хозяина (см.

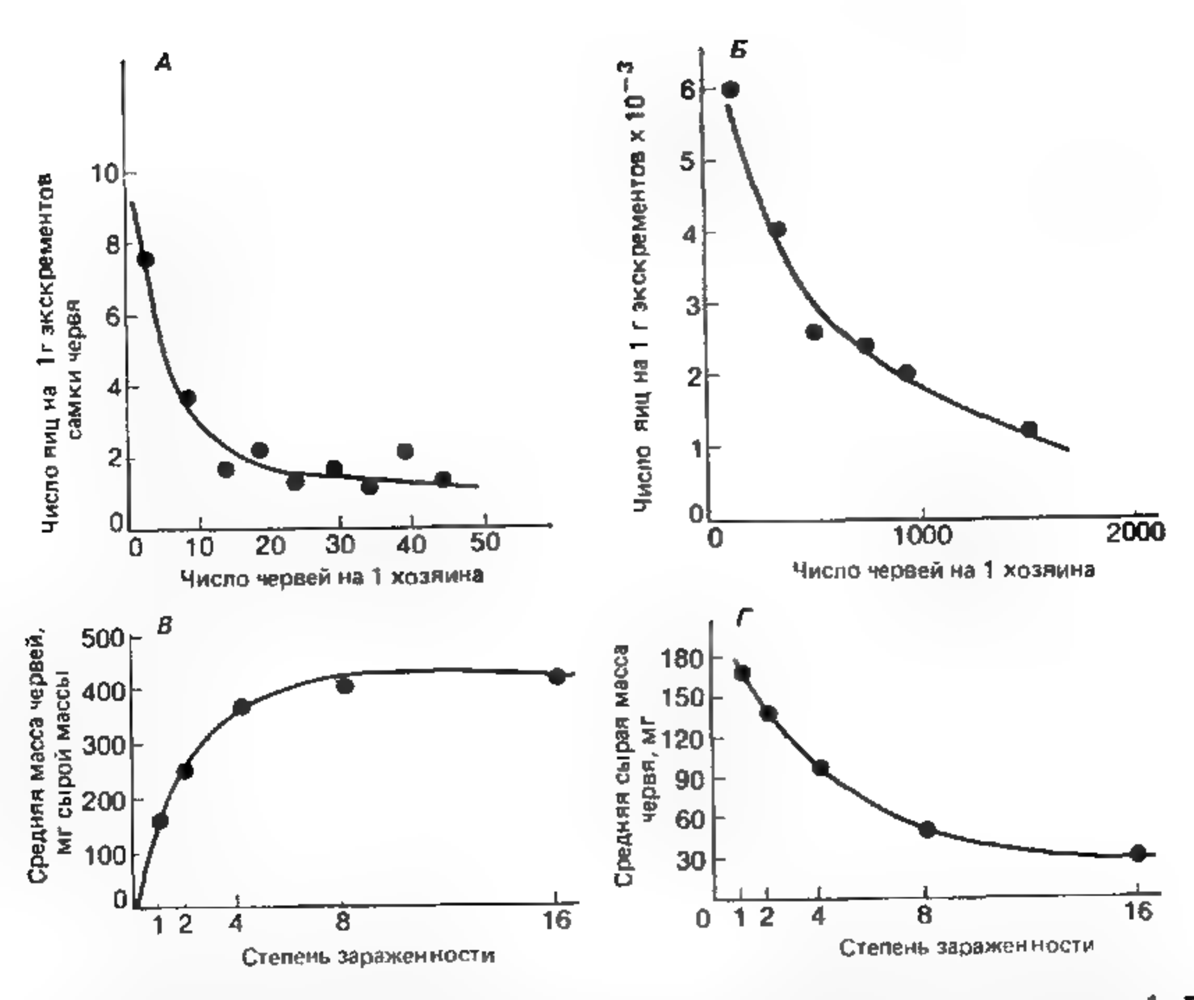


Рис. 12.15. Зависимое от плотности размножение популяции паразитов. *А*. Выделение яиц круглым червем *Ascaris*, паразитирующем в человеке (по Croll et al., 1982.) *Б*. Выделение яиц плоским червем *Ancylostoma*, паразитирующем в человеке (по Hill, 1926). *В*. Средняя масса червей в зараженной мыши после предиамеренного заражения различным количеством возбудителей (ленточные черви *Hymenolepis microstoma*). *Г*. Средняя масса отдельных червей из такого же эксперимента. (По Moss, 1971.)

ниже), иными словами — влияние плотности определяется не только конкуренцией между паразитами, но также активной реакцией на них самой среды обитания — т. е. организма.

12.5. Реакции хозяев

Некротрофы и биотрофы.

Присутствие паразита в организме хозяина, по-видимому, всегда вызывает некоторую реакцию последнего. Так должно быть по определению — если реакции нет, мы должны относить организм не к паразитам, а к комменсалам. Наиболее явная реакция — гибель всего организма хозяина или отмирание его пораженных частей. Среди паразитов выделяют две категории: убивающие хозяина и способные населять его мертвые ткани (*некротрофные* паразиты) и не способные к этому (*биотрофные* паразиты). Для биотрофов гибель хозяина (или его поражен-

ных частей) означает конец активной фазы жизненного цикла, поскольку мертвый организм не может использоваться ими как среда обитания. Для некротрофов после смерти хозяина ресурсы его тела могут стать более доступными. Большинство паразитических червей, вши и блохи, простейшие, паразиты и галлообразователи у высших растений — биотрофы; сюда же относится ржавчина, головня и мильдью среди грибов-фитопаразитов. Биотрофы имеют специализированные пищевые потребности, и до недавнего времени лишь немногих из них удавалось разводить вне тела хозяина.

12.5.1. Некротрофные паразиты

Некротрофы как пионерные детритофаги.

Падальная муха, *Lucilia cuprina* — некропаразит млекопитающих. Сначала она откладывает в живого хозяина яйца. Развиваясь, личинки могут привести к его гибели, и дальнейшее заселение трупа относится скорее к детритофагии, чем к паразитизму. Многие некропаразиты растений (особенно виды рода *Pythium*) поражают наиболее уязвимую стадию проростка, вызывая их гибель. Они редко бывают узкоспециализированными и заселяют большое число видов.

К типичным некропаразитам относится гриб *Botrytis fabae*, развивающийся в листьях бобов (*Vicia faba*) и убивающий клетки растения обычно еще до того как проникает в них. На листьях и плодах появляются пятна отмерших тканей. Гриб может продолжать развитие и давать споры на мертвых тканях. На живых тканях растений споры не образуются.

Если хозяином оказывается модулярный организм, некропаразит часто убивает его не целиком, а только частично. Модулярные виды растут, непрерывно образуя новые части по мере отмирания старых. Некропаразиты могут просто ускорять естественное отмирание отдельных модулей своего хозяина (например, листьев у растений), оставляя другие жизнеспособными и образующими новые части.

Большинство некропаразитов можно рассматривать как пионерные виды. Это детритофаги, «опережающие» своих конкурентов за счет способности погубить хозяина (или его части) и первыми воспользоваться ресурсами его мертвого тела. Их потребности в пище обычно просты. Как правило, их можно выращивать на простых искусственных средах.

Реакция хозяина на некропаразитов довольно слаба. Сам факт, что они губят его ткани, демонстрирует низкую устойчивость хозяина и слабость его защитных механизмов. Обычнейшая реакция растений-хозяев — сбрасывание пораженных листьев (так, люцерна теряет листья, заселенные грибом *Pseudope-*

ziza medicaginis) или образование специальных барьеров, изолирующих инфекцию. На картофеле в ответ на поражение *Actinomyces scabies* возникают твердые струпья, окружающие паразита и препятствующие распространению его колоний.

12.5.2. Иммунный ответ

Кратковременные и устойчивые инфекции.

Любая реакция одного организма на присутствие другого зависит от способности различать «свое» и «чужое». У беспозвоночных за многие реакции хозяина на патогены и даже неживые частицы ответственны клетки-фагоциты. Они могут, поглощая, переваривать мелкие чужеродные объекты и инкапсулировать более крупные, изолируя их. Предполагается, что распознавание в захваченной частице «чужого» зависит от свойств ее поверхности, однако механизм этого еще во многом неясен. У позвоночных также существует фагоцитарная реакция на чужеродные объекты, но система защиты животных значительно расширена гораздо более сложным по природе иммунным ответом.

Способность позвоночных распознавать и отторгать ткань, пересаженную от неродственных представителей того же самого вида, — только один из примеров действия иммунной системы (см. рис. 12.16). С точки зрения экологии паразитов иммунный ответ имеет два жизненно важных свойства. Во-первых, он дает возможность выздороветь после заражения; во-вторых, обеспечивает поправившегося хозяина (местообитание) «памятью», которая может изменить его реакцию на повторное появление паразита (колониста), вплоть до приобретения невосприимчивости (иммунитета) к данной инфекции. У млекопитающих передача потомкам иммуноглобулинов может иногда распространять их защитное действие и на следующее поколение. Таким образом, реакция позвоночных на заражение защищает хозяина и повышает его шансы выжить и размножиться. У беспозвоночных она слабее защищает отдельный организм, и восстановление популяций после заболевания больше зависит от высокого репродуктивного потенциала выживших особей, чем от выздоровления зараженных (Tripp, 1974).

В случае большинства вирусных и бактериальных инфекций высших животных заражение хозяина — кратковременный эпизод в жизни последнего. Паразиты размножаются в его теле, вызывая мощный иммунный ответ. И напротив, такой ответ на многих макропаразитов и простейших как правило довольно непродолжителен, поэтому заселение ими обычно устойчиво, причем хозяева подвергаются непрерывному перезаражению.

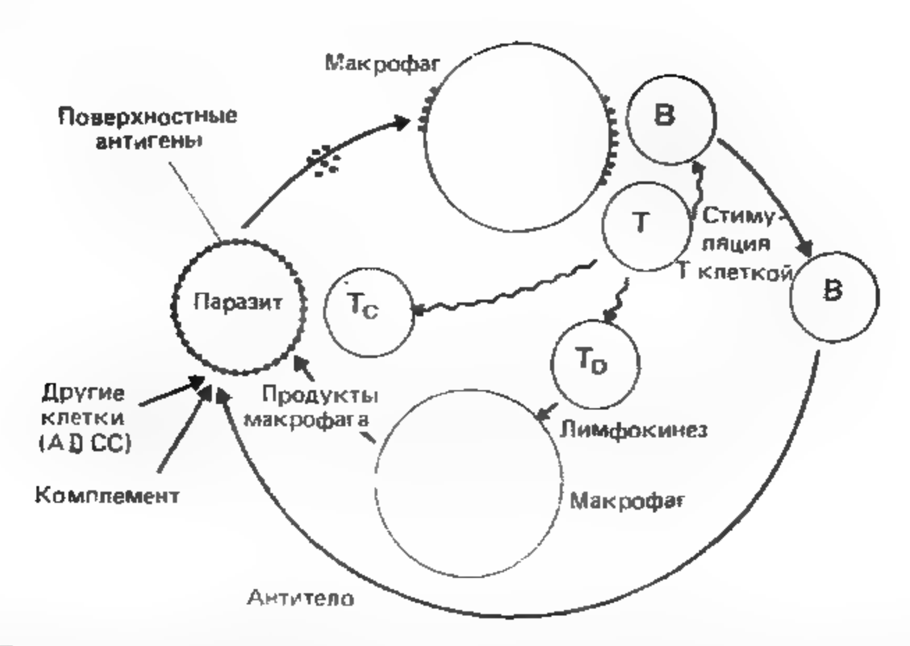


Рис. 12.16. Позвоночное животное как хозяин является реагирующей средой, в которой иммунный ответ превращает его из пригодного для паразита местообитания в непригодное. Этот тип реакции позволяет отличить живые организмы, которые служат местообитаниями, от тех категорий среды обитания, которые обычно рассматриваются экологами.

Ответ возникает, если иммунная система подвергается воздействию антигена, который захватывается и обрабатывается макрофагом. Антигеном могут служить молекулы на поверхности паразита. Макрофаги передают антиген Т- и В-лимфоцитам. Реакция Т-лимфоцитов заключается в стимуляции различных клонов клеток: некоторые из них цитотоксичны, другие выделяют лимфокинины, а третьи побуждают В-лимфоциты к образованию антител. Паразит, который несет антигены, может быть атакован различными способами. (По Cox, 1982.)

12.5.3. Сверхчувствительность и фитоалексины растений

Модулярное строение растений, наличие у них клеточных стенок и отсутствие настоящей системы циркуляции (типа кровеносной или лимфатической), по-видимому, делают любую форму иммунного ответа неэффективной защитой. Здесь нет мигрирующих популяций фагоцитов, которые могут быть мобилизованы на борьбу с чужеродными объектами. Однако многие растения отвечают уже на самые ранние стадии заражения реакцией сверхчувствительности. Гибнущие пораженные клетки вместе с непосредственно окружающими их выделяют «фитоалексины» — низкомолекулярные, обладающие антимикробным действием вторичные метаболиты, накапливающиеся в зоне появления патогена до уровня, подавляющего его развитие (Bailey, Mansfield, 1982). Фитоалексины могут предотвратить распространение паразитов от участка первичного заражения, но эта реакция совершенно не похожа на иммунный ответ: она строго локализована, довольно неспецифична и вызывается различными стимулами.

12.5.4. Реакции на биотрофных паразитов: устойчивость, морфогенез и поведение

Ко многим биотрофам существует устойчивость. — Многие биотрофы влияют на морфогенез хозяина. — Некоторые паразиты изменяют поведение хозяина.

К присутствию большинства высокоспециализированных паразитов хозяева устойчивы. Иногда особенности поведения делают их практически не распознаваемыми для хозяев. Самый яркий пример того, как паразит использует ресурсы хозяина, не вызывая при этом с его стороны сильной реакции, — паразитизм тлей на высших растениях. Эти насекомые питаются, проникая своими стилетами во флоэму и высасывая сок из ситовидных трубочек, которые тем временем активно функционируют (рис. 3.17). Клетки флоэмы крайне чувствительны к повреждениям и с ними чрезвычайно трудно экспериментировать, но нарушения, вызываемые стилетами тлей, столь незначительны, что физиологи растений, изучающие флоэмный сок в живых растениях, использовали эти стилеты как самый эффективный отбор проб из практически неповрежденных ситовидных трубок.

Биотрофные грибы, например, ржавчина или настоящая мучнистая роса, проникают в клетки растения-хозяина, которые обычно устойчивы к присутствию паразита и остаются живыми. В некоторых случаях такая инфекция, по-видимому, не вызывает серьезных изменений в его состоянии, кроме снижения продолжительности жизни зараженных клеток, изменения скорости метаболических процессов и потери воды. В других ситуациях присутствие паразита может приводить к весьма глубоким нарушениям в обмене веществ хозяина. Многие биотрофы, поражающие живые ткани листьев, стимулируют образование «зеленого островка» вокруг инфицированной зоны, являющегося не только областью повышенной фотосинтетической активности, но и местом, к которому направляются метаболиты из незараженных частей того же растения.

Многие биотрофные паразиты вызывают *запрограммированные* изменения в развитии хозяина. Замечательными примерами могут служить минирующие мухи, галлицы и осы-орехотворки, образующие галлы на высших растениях (рис. 12.17). Они откладывают яйца в ткани хозяина, которые отвечают на это возобновлением роста. Галлы — результат морфогенетической реакции растения, при которой образуются структуры, совершенно отличные от всех тех, которые развиваются у него обычно. Даже присутствие в течение некоторого времени одного яйца паразита иногда достаточно для запуска этого морфогенеза, который может продолжаться и в отсутствие развивающихся личинок. В таких случаях очевидно имеет место распознавание

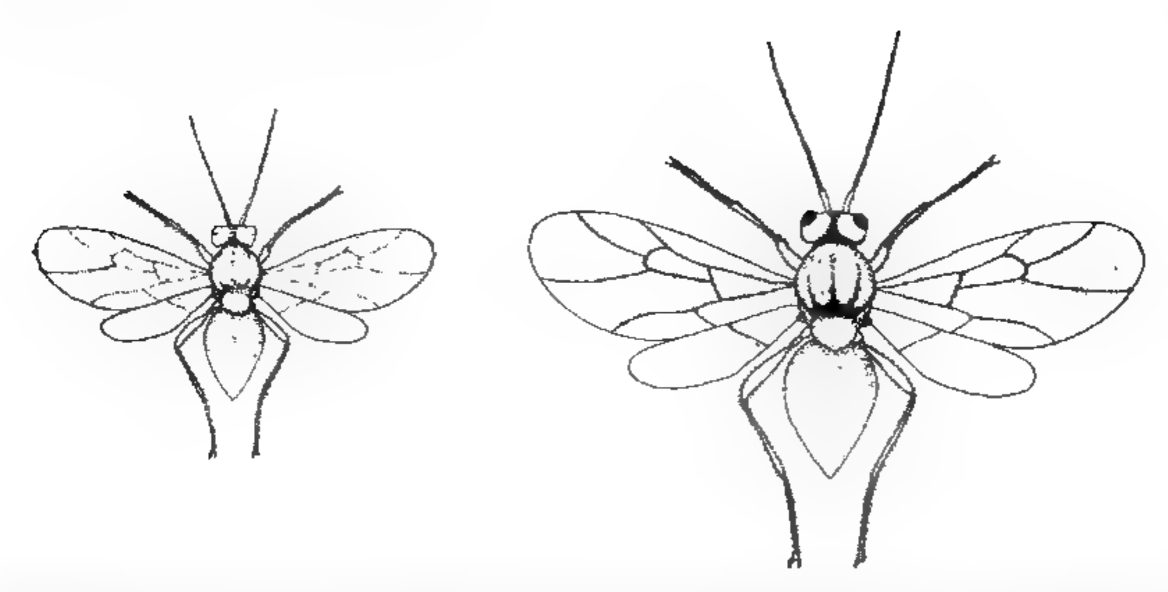


Рис. 12.17. Мухи-агромизиды, паразитирующие и образующие галлы на дубе (см. фото 2).

специфического чужеродного объекта (яйца насекомого), «включающего» процесс образования галла. Среди организмов, вызывающих образование галлов у дуба черешчатого (*Quercus robur*), каждый вызывает у хозяина уникальный морфогенетический ответ (Askew, 1961, 1971). Паразитические грибы также могут приводить к морфогенетическим изменениям. Так, *Plasmodiophora brassicae*[1] стимулирует деление и разрастание клеток корня, увеличивая тем самым объем пригодных для заселения мест, в которых паразит размножается (рис. 12.2). Нематоды также могут вызывать чрезмерное разрастание клеток растения хозяина, образование клубеньков и других «деформаций». Возможно, наиболее серьезное вмешательство в процессы, контролирующие рост хозяина, наблюдается со стороны бактерии *Agrobacterium tumefaciens*, вызывающей образование у растений галлов. Спустя некоторое время после заражения в тканях галла может и не быть самого паразита, но морфогенез растения оказывается уже измененным — и галл продолжает расти. В этом случае паразит вызывает генетическую трансформацию клеток хозяина путем переноса в них своих плазмид. Нечто подобное, возможно, происходит при галлообразовании, связанном с деятельностью насекомых, и развитии клубеньков в ходе мутуалистического взаимодействия с азотфиксирующими организмами (гл. 13).

Паразитоиды особым способом контролируют рост хозяина. Он остается «живым» (хотя его тело постепенно превращается в тело паразита) до тех пор, пока паразитические личинки не достигнут зрелости, после чего перестает существовать. Хозяин гибнет, но ресурсы его тела используются только когда он жив,

---

[1] Этот вид, как правило, не относят к грибам. Он представляет отдел миксомицетов из царства протистов. — *Прим. ред.*

поэтому в данном случае нельзя говорить о некропаразитизме. Некоторые высокоспециализированные паразитические грибы также «контролируют» хозяина и «стерилизуют» его. Так, поражающий травы вид *Epichloe typhina* не дает им цвести и завязывать семена; растение остается мощно вегетирующим «евнухом», на котором появляется лишь потомство паразита. Эта «переделка» хозяина — обычное явление среди системных паразитов растений, причем вегетативные «евнухи» иногда имеют повышенную по сравнению с незараженными экземплярами жизненность (Bradshaw, 1959).

Большинство реакций модулярных организмов на внешние стимулы заключается в изменениях роста и формы. У прочих организмов в ответ на воздействие паразита поведение может меняться, так что повысится вероятность повторного заражения или его передачи. Так, у зараженного гельминтами животного раздражение в области ануса может вызывать расчесывание и перенос яиц на пальцах или когтях в рот. По-видимому, иногда поведение зараженных хозяев повышает вероятность достижения паразитом вторичного хозяина или переносчика. Так, например, есть данные о том, что богомолы иногда направляются к берегу реки и как будто нарочно бросаются в воду. Таких «самоубийц» отмечали в течение двух лет подряд у р. Эро на юге Франции. Не позже, чем через минуту после падения богомола в воду, из его анального отверстия появляются черви волосатики (*Gordius*), которые паразитируют на наземных насекомых, но часть своего жизненного цикла должны проводить в водных хозяевах. По-видимому, у зараженных богомолов возникает «гидрофилия», дающая червям возможность попасть в водную среду. Один из авторов (Дж. Харпер) наблюдал за спасенными богомолами-самоубийцами. Даже освободившись от червей, они немедленно возвращались на берег и снова бросались в воду!

12.5.5. Выживаемость, рост и плодовитость хозяев

Вред хозяину часто наносят взаимодействие паразитизма с другими факторами.

Успех существования биотрофного паразита должен зависеть от того, насколько эффективно он конкурирует за ресурсы с теми частями организма хозяина, которые им поражены. Такая внутренняя конкуренция обусловливает, по крайней мере отчасти, снижение выживаемости, плодовитости, роста «внешней» конкурентоспособности хозяина. Влияние степени поражения паразитами на смертность хозяев показано на рис. 12.18 для комаров, зараженных нематодами, овец, зараженных печеночной двуусткой и людей, инфицированных возбудителями

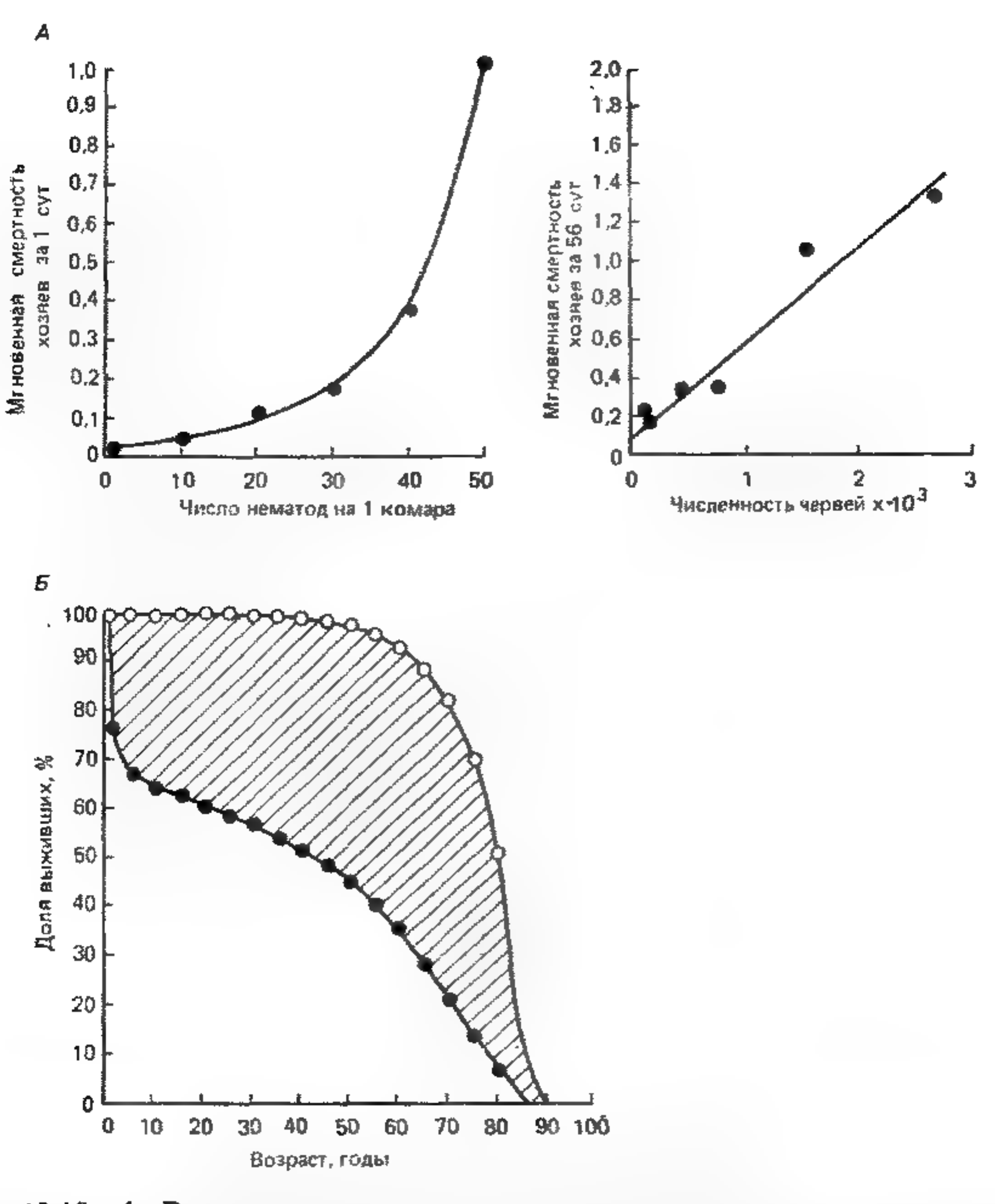


Рис. 12.18. *А*. Влияние уровня зараженности паразитами на смертность хозяев. 1) Влияние числа паразитирующих нематод *Dirofilaria immitis* на смертность хозяев, комаров *Aedes trivittatus* (по Christensen, 1978). Влияние численности трематоды (печеночной двуустки *Fasciola hepatica*) на смертность овец (по Boray, 1969). *Б*. Кривая выживания людей в процветающей промышленной стране (белые кружки) и в бедной развивающейся стране (по Bradley, 1977.)

различных заболеваний в относительно слабо развитых странах. На с. 405 упоминалось о вредном воздействии корневых нематод на конкурентоспособность овса, а на с. 573 — об ухудшении роста деревьев, зараженных омелой. Заражение кишечной нематодой *Trichostrongylus tenuis* значительно сокращает плодовитость самок шотландской куропатки (Potts et al., 1984), а у зараженных клещом *Hydraphantes tenuabilis* клопов-водомерок *Hydrometra myrae* снижается выживаемость и замедляются размножение и развитие (рис. 12.19). Менее заметное

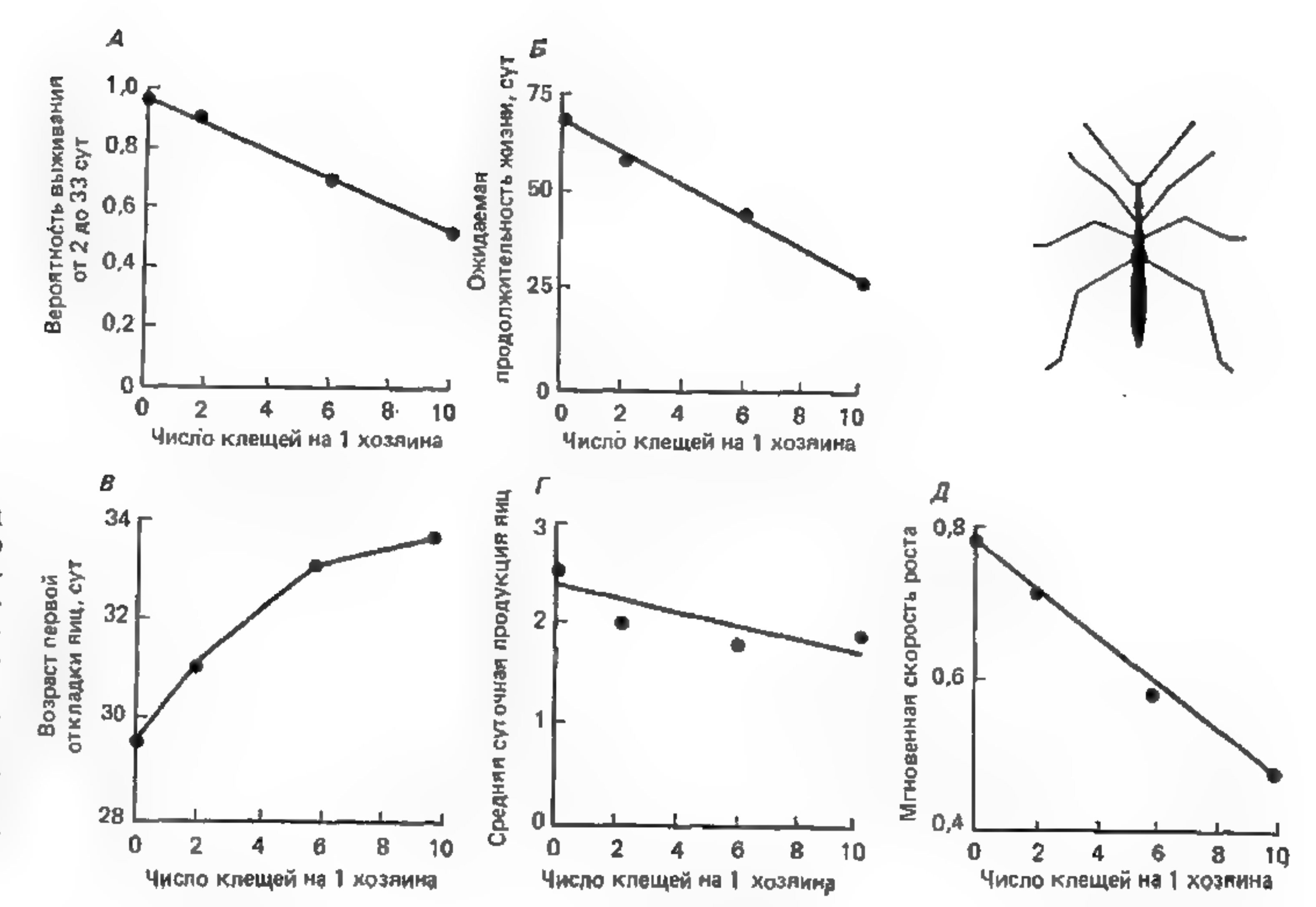


Рис. 12.19. Зависимости между зараженностью клопа-водомерки *Hydrometra myrae* паразитическим клещом *Hydraphantes tenuabilis* и выживаемостью (*А*); продолжительностью жизни (*Б*); созреванием (*В*); плодовитостью (*Г*); скоростью роста популяции хозяина (*Д*). (По Lanciani, 1975.)

влияние паразитизма выражается в том, что зараженные хозяева становятся более уязвимыми для хищников (Anderson, 1979). Например, бакланы добывают непропорционально большое число особей плотвы, зараженных ленточным червем *Ligula intestinalis*, если судить по частоте встречаемости этой инвазии во всей популяции данной рыбы (Van Dobben, 1952).

С точки зрения изучения естественных популяций в целом, наиболее поучительны, вероятно, примеры с болезнями среди населения слаборазвитых стран, с зараженной ленточным червем плотвой и с пораженным нематодами овсом. Во всех этих случаях наносимый вред отражает взаимодействие между самим заражением хозяина паразитами и другим фактором или факторами. В случае с овсом сочетались влияние нематод и конкуренция со стороны ячменя, в случае с плотвой — инвазия и нападение хищника; заболевания людей усугублялись недостатком пищи: детская смертность в слаборазвитых странах, по-видимому, в основном связана с болезнями, которые при хорошем питании в развитых странах не смертельны. Такого рода взаимодействия между паразитарными поражениями и другими факторами, очевидно, широко распространены. Никогда не следует забывать о роли, которую играет в них генетическая изменчивость. Некоторые болезни, в частности, корь, лишь недавно проникли в Африку и Индию. Они поражают население, предки которого никогда не подвергались отбору на устойчивость или невосприимчивость к этим инфекциям, тем более — в условиях плохой обеспеченности пищей.

12.6. Популяционная динамика паразитизма

Математический подход к изучению динамики популяций паразита и хозяина применяется, вероятно, более эффективно, чем в любой другой области экологии. Действительно, теория динамики инфекционных болезней — старейшее направление исследований в биоматематике. Кроме того, между динамикой взаимодействий паразит—хозяин и хищник—жертва много общего. Например, циклические вспышки эпидемии кори и других детских болезней в точности соответствуют колебаниям численности, описываемым моделью Лотки—Вольтерры для отношений хищник—жертва (разд. 10.2.1), поскольку приобретение иммунитета переболевшими особями влияет на популяцию паразитов так же, как снижение плотности популяции жертв на популяцию хищника.

12.6.1. Микропаразиты, передаваемые прямым путем

Основной коэффициент воспроизводства и порог передачи.— Составляющие R_p.— Критические пороговые плотности.— Уравнения, помогающие понять ряд закономерностей.

Во всех исследованиях по динамике популяций паразитов или распространению болезней важнейший параметр — *основной коэффициент воспроизводства* R_p (понятие общего характера; см. обзоры May, 1981d; Anderson, 1982). Мы уже имели дело со сходным коэффициентом R_0 в разд. 4.5.1 при рассмотрении более широкой проблемы популяционной динамики животных и растений. В случае паразитов мы используем обозначение R_p, поскольку здесь в применении этого понятия возникают некоторые тонкости. В частности, для инфекции, вызванной микропаразитами, где единицей исследования является зараженная особь хозяина (а не сам паразит), R_p будет средним числом новых случаев заболевания, возникших в связи с каждым уже зараженным хозяином. Чтобы болезнь распространялась, должен быть преодолен *порог передачи*, задаваемый условием $R_p=1$. При $R_p<1$ инфекция затухает, при $R_p>1$ — расширяется.

Некоторое представление о динамике развития заболевания можно получить, рассмотрев различные факторы, определяющие основной коэффициент воспроизводства. R_p возрастает с увеличением в популяции плотности восприимчивых особей (N) (при более высокой плотности облегчается передача паразитов); с повышением скорости передачи инфекции (β), (она пропорциональна частоте контактов между особями хозяина и заразности заболевания, т. е. вероятности того, что при контакте произойдет его передача); с повышением доли хозяев, живущих достаточно долго, чтобы стать источником инфекции (f), и, наконец, с удлинением среднего периода времени, в течение которого зараженный хозяин остается заразным (L). Таким образом, получаем

$$R_p=\beta\cdot N\cdot f\cdot L. \qquad (12.1)$$

Заметим, что для большинства биотрофных паразитов L — это период *всей жизни* хозяина, а для некротрофов и некоторых биотрофов тело хозяина может оставаться источником заражения еще длительное время после смерти и даже разложения. На месте трупа больного животного или корневой системы пораженного растения иногда сохраняются покоящиеся споры, которые при контакте с новым хозяином способны прорастать и вновь вызывать заболевание (например, споры *Plasmodiophora* после гибели растения, пораженного килой, или споры *Bacillus anthracis* после животного, погибшего от сибирской язвы).

Плотность популяции, соответствующая порогу распространения, называется *критической пороговой плотностью* (N_T). Поскольку $R_p=1$,

$$N_T = \frac{1}{\beta \cdot f \cdot L}. \qquad (12.2)$$

Следовательно, если болезнь очень заразна (высокое значение β), вероятность гибели хозяина невелика (высокое значение f) или он может оставаться заразным долгое время (высокое значение L), значение R_p будет высоким и заболевание сможет сохраняться в малочисленных популяциях (низкое значение N_T). Определенные болезни растений, возбудители которых инфекционны очень долгое время, способны поддерживаться даже небольшими или разреженными популяциями (например, кила капусты). И напротив, если болезнь не слишком заразна, ее возбудитель обычно вызывает гибель хозяев или недолго сохраняет инфекционность, значение R_p будет низким и заболевание сможет существовать продолжительное время только в крупных популяциях (Anderson, May, 1978). С помощью этих соотношений можно объяснить ряд наблюдаемых закономерностей.

Многие простейшие-паразиты позвоночных долго сохраняются в отдельных хозяевах (высокое значение L), потому что иммунный ответ на возбудителей непродолжителен и к инвазии восприимчивы даже зараженные хозяева. Благодаря этому паразиты могут эндемично существовать в небольших популяциях хозяев. Вместе с тем иммунный ответ на многие вирусы и бактерии не позволяет им долго сохраняться в зараженном организме (низкое значение L), причем у выздоровевшего животного часто сохраняется иммунитет. Поэтому болезни типа, например, кори эндемично существуют только в популяции численностью выше 500 000 человек.

В уравнении 12.1 N — число *восприимчивых* особей в популяции. Следовательно, иммунитет, вызванный бактериальной или вирусной инфекцией, понизит N и R_p для данной болезни. Часто это приводит к уменьшению частоты ее случаев, которая вновь увеличится только после пополнения популяции новыми восприимчивыми особями (в результате размножения или, возможно, иммиграции). Периодические вспышки, характерные для многих инфекций, например, кори, отражают последовательное чередование «высокой частоты заболеваемости», «малой плотности восприимчивых особей», «низкой частоты заболеваемости», «высокой плотности восприимчивых хозяев», снова «высокой частоты заболеваемости» и т. д. (рис.12.20). И напротив, частота заболеваемости при протозойных инфекциях обычно относительно устойчива во времени.

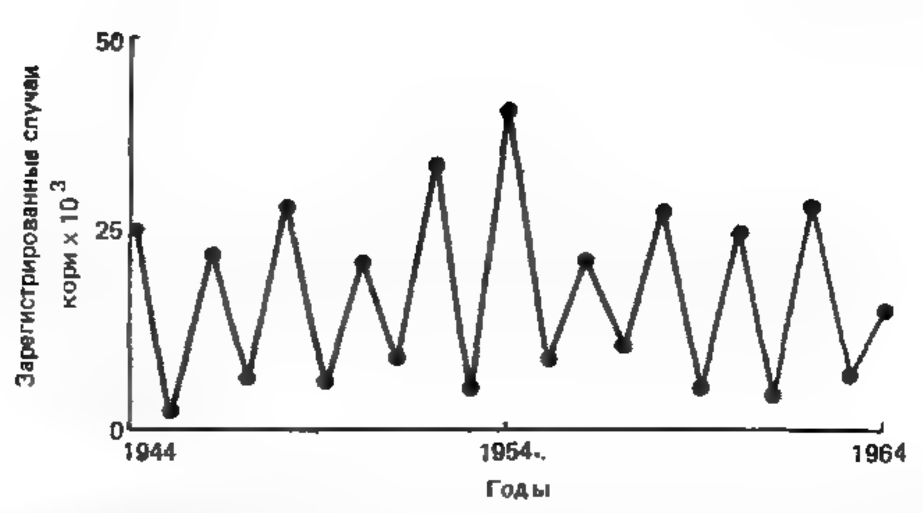


Рис. 12.20. Зарегистрированные случаи кори в Нью-Йорке с 1944 по 1964 гг. (По Yorke, London, 1973.)

12.6.2. Микропаразиты, передаваемые переносчиком

Для паразитов, передаваемых переносчиком, крайне важно соотношение числа переносчиков и хозяев.

В случае паразитов, передаваемых от одного хозяина к другому переносчиком, при расчете R_p учитываются характеристики жизненного цикла как хозяина, так и переносчика. Естественно, в данном случае уравнение оказывается более сложным:

$$R_p = \beta^2 \frac{N_v}{N_h} \cdot f_v \cdot f_h \cdot L_v \cdot L_h, \quad (12.3)$$

где N_v и N_h — соответственно плотности популяций переносчика и хозяина (комара и человека или тли и сахарной свеклы); f_v и f_h — доли зараженных переносчиков и хозяев, доживающих до момента, когда сами они становятся заразными; L_v и L_h — периоды времени, в течение которых переносчик и хозяин остаются заразными; β — эффективность передачи, т. е. частота укусов комаров или проколов тканей тлями, приводящая к заражению (эта величина входит в уравнение во второй степени, потому что при каждом контакте возбудители инфекции передаются *как* хозяину, *так* и переносчику).

Особенно важное свойство популяционной динамики микропаразитов, передаваемых переносчиком, — зависимость порога передачи ($R_p = 1$) от отношения:

$$\frac{N_v}{N_h} = \frac{1}{\beta^2 \cdot f_v \cdot f_h \cdot L_v \cdot L_h}. \quad (12.4; \text{ ср. с уравнением } 12.2)$$

Для того, чтобы заболевание возникло и распространялось, соотношение численностей переносчика и хозяина должно превышать критический уровень, поэтому мероприятия по борьбе с инфекцией направлены обычно непосредственно на уничтожение переносчиков, лишь косвенно влияя на самих паразитов.

Со многими вирозами культурных растений и передаваемыми переносчиками болезнями человека и домашних животных борются в первую очередь инсектицидами, а не препаратами, действующими на возбудителей; успех этих мер, бесспорно, зависит прежде всего от глубокого понимания экологии переносчиков.

Важно подчеркнуть, что частота встречаемости возбудителей многих заболеваний растений и животных в популяциях их переносчиков обычно низка, даже если она высока в популяции хозяина. Например, в районах эндемической малярии, где заражено более 50% людей, паразит отмечается обычно всего у 1—2% комаров. Частота заражения в первом случае высока в связи с высокой выживаемостью хозяев, в популяции которых возбудители со временем накапливаются. Это особенно типично для вирусных болезней растений, обычно остающихся зараженными и заразными в течение всей оставшейся жизни (значение L_h сравнительно высоко). С другой стороны, доля заразных переносчиков низка потому, что их выживаемость низка исходно, а инкубационный период возбудителя в их организме по сравнению с собственной их продолжительностью жизни часто сравнительно долог. Например, для возбудителя малярии (*Plasmodium*) в теле комара он равен 10—12 суткам, а сам комар живет в среднем примерно неделю. Поэтому, для успешной борьбы с данным заболеванием, вероятно, необходимо уничтожать миллионы незараженных переносчиков.

12.6.3. Макропаразиты, передаваемые прямым путем

Зависимость от плотности в популяции хозяина крайне важна для макропаразитов. — Макропаразиты растений: значение латентного периода. — Три фазы развития макропаразитарной эпидемии у растений.

Поскольку при изучении макропаразитов единицей исследования являются сами их особи, основной коэффициент воспроизводства будет здесь соответствовать числу потомков, произведенных взрослым паразитом за всю его жизнь и перешедших в свою очередь к размножению. Порог передачи в этом случае также определяется из условия $R_p=1$. Для паразитов листьев высших растений аналогичным показателем служит коэффициент эффективного суточного размножения, R_c; т. е. отношение числа новых повреждений, образовавшихся за сутки, к числу исходных повреждений.

Для макропаразитов животных получим

$$R_p=(\lambda\cdot L_a\cdot f_a)\cdot(\beta\cdot N\cdot L_i\cdot f_i). \qquad (12.5)$$

Величины, заключенные в скобки, отражают репродуктивные вклады взрослого паразита и его инвазионной стадии, соответ-

ственно: λ — скорость образования яиц взрослой особью; β — скорость передачи; N — плотность популяции хозяев; L_a — средняя продолжительность жизни половозрелого паразита в (на) хозяине (зависит от смертности как первого, так и второго); L_i — средняя продолжительность жизни инвазионной стадии вне организма хозяина (зависит как от ее смертности, так и от частоты контактов с новыми хозяевами); f_a — доля паразитов, достигающих половой зрелости в (на) хозяине; f_i — доля особей на расселительной стадии, которая становится инвазионной. Для многих кишечных глистов скорость передачи и средняя продолжительность жизни инвазионных стадий зависят от характера перемещений и поведения хозяина, поскольку и то и другое влияет на вероятность попадания яиц в рот с пищей, водой или с грязных рук.

Эффективный коэффициент воспроизводства макропаразита обычно ограничен зависимостью от плотности его популяции, выживания, созревания и размножения в теле хозяина, т. е. параметров λ, L_a и f_a. Эти ограничения возникают из-за конкуренции между самими паразитами или чаще всего из-за иммунного ответа хозяина, и их масштабы изменяются в зависимости от размещения популяции паразита среди хозяев (с. 584—585), причем, как мы уже знаем, наиболее обычной ситуацией является агрегированное размещение паразитов. Это означает, что подавляющее число последних существует при высокой плотности, где ограничения выражены наиболее сильно. Такая четко выраженная зависимость от плотности, без сомнения, позволяет объяснить наблюдаемую стабильность многих гельминтозов (вызываемых, например, анкилостомой и другими нематодами), сохраняющуюся даже при смене климата или вмешательстве человека (Anderson, 1982).

Большинство передаваемых прямым путем гельминтов обладает огромными репродуктивными возможностями (значение λ очень высоко). Например, одна самка паразитирующей у человека анкилостоматиды *Necator* за сутки образует около 15 000 яиц, а одна особь *Ascaris* — более 200 000 яиц. Следовательно, для этих паразитов критические пороговые плотности очень низки, и они устойчиво эндемично существуют в разреженных популяциях людей, например, охотников и собирателей.

При моделировании динамики растительных макропаразитов типа мильдью на пшенице следует принимать во внимание дополнительные обстоятельства, а именно лаг-фазу, или латентный период, между моментом заражения хозяина и началом спороношения на нем, т. е. появление инфекционной формы паразита. Скорость увеличения доли пораженных экземпляров в популяции растений (Zadoks, Schein, 1979) описывается уравнением

$$\frac{dx_T}{dt} = R_c \cdot x_{T-P} \cdot (1 - x_T), \quad (12.6)$$

в котором x_T — доля растений, пораженных в момент T, а P — продолжительность латентного периода. Следовательно, эта скорость зависит от коэффициента размножения (R_c), доли особей в популяции, способных распространять инфекцию (x_{T-P}), и доли особей, восприимчивых к ней ($1-x_T$).

В развитии эпидемии фитопатологи различают три фазы.

а) Во время экспоненциальной фазы происходит наиболее быстрое размножение паразита, но заболевание редко распознается: «важное с точки зрения эпидемиологии размножение ускользает от наблюдения». В это время наиболее эффективной могла бы стать химическая борьба с паразитом, но на практике она обычно применяется на следующей фазе. Условно принято считать, что первая фаза заканчивается при $x=0{,}05$; эта величина приблизительно соответствует уровню зараженности, при котором неспециалист может определить, что развивается эпидемия (порог восприятия).

б) Вторая фаза продолжается до $x=0{,}5$ (ее иногда неверно называют «логистической», не учитывая того, что логистическая кривая описывает все три фазы).

в) Заключительная фаза длится до тех пор, пока x не достигнет 1,0. В это время химическая обработка по существу бесполезна; именно теперь урожаю наносится наибольший урон.

Динамика популяций листовых паразитов растений определяется в основном тремя факторами:

1) исходным их распространением в популяции хозяина: эпидемия может начаться с единственной попавшей в посевы споры или с целого облака спор, принесенного с сильно зараженного участка (рис. 12.21);

2) скоростью развития болезни на зараженных хозяевах (т. е. величиной P);

3) близостью расположения восприимчивых хозяев относительно друг друга с учетом направления ветра.

12.6.4. Макропаразиты с непрямой передачей

Теория объясняет эпидемиологию шистозомоза. — Сложность определения основного коэффициента воспроизводства черной стеблевой ржавчины.

Основной коэффициент воспроизводства таких паразитов зависит от большого числа величин, но описывающее его уравнение вполне сопоставимо с выведенными для других типов паразитов:

$$R_p = (\lambda_1 \cdot L_{a1} \cdot f_{a1}) (\beta_1 \cdot N_1 \cdot L_{l1} \cdot f_{l1}) (\lambda_2 \cdot L_{a2} \cdot f_{a2}) (\beta_2 \cdot N_2 \cdot L_{l2} \cdot f_{l2}) \quad (12.7)$$

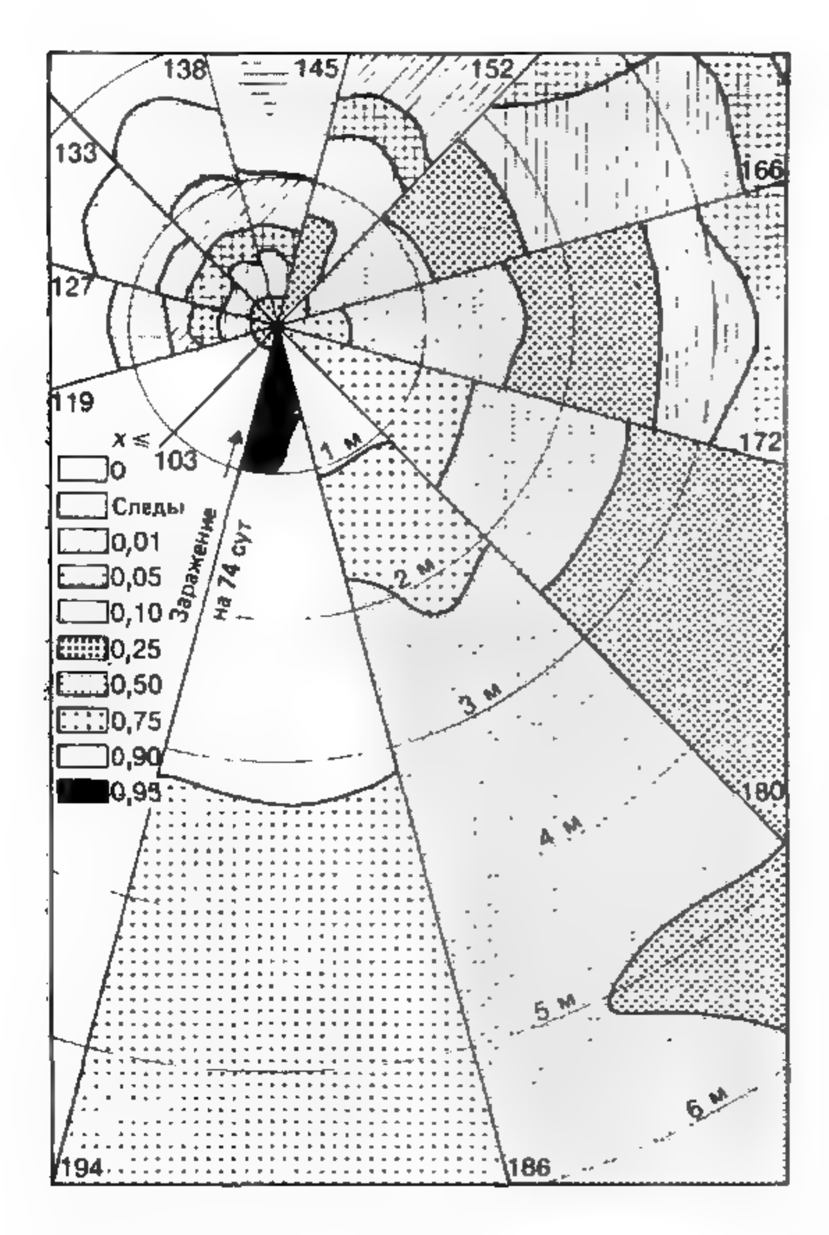


Рис. 12.21. Диаграмма, показывающая развитие эпидемии желтой ржавчины злаков (*Puccinia striiformis*) от искусственного источника инфекции. Окружности обозначают расстояние, на котором обнаружена инфекция, от источника, а разной штриховкой показана интенсивность зараженности. Распространение эпидемии можно проследить, следуя по «паутине» в направлении часовой стрелки. Числами по краю обозначено время в сутках от 1 января. (По Rijsdijk, Hoekstra в Zadoks, Schein, 1979.)

Например, для жизненного цикла шистозомы, циркулирующей между человеком и брюхоногим моллюском (с. 574 и рис. 12.8), λ_1 и λ_2 — скорости образования яиц взрослой самкой и церкариев в зараженном моллюске, N_1 и N_2 — плотности популяций людей и моллюсков, β_1 и β_2 — скорости передачи церкариев человеку и мирацидиев — моллюскам, L_{a1}, f_{a1} и т. д. — соответственно средняя продолжительность жизни и доля доживших до заразной стадии взрослых паразитов, мирацидиев, зараженных моллюсков и церкариев.

И в этом случае полученная формула полезна для понимания эпидемиологии заболевания. Например, распространение шистозомоза ограничено низкими значениями $f_{э2}$ (т. е. доли зараженных моллюсков, которые выживают до выхода церкариев). Это связано с тем, что период развития церкариев до их выхода составляет примерно 28—30 сут, а сами моллюски живут недолго (около 14—54 сут).

Как и в случае с передаваемыми прямым путем микропаразитами, в эпидемиологии шистозомоза (или других заболеваний, вызываемых паразитами со сменой хозяев) существенную

роль играет зависимость от плотности возбудителя в теле хозяина. Однако в этом случае регулирующие популяцию ограничения могут проявляться либо в одном из хозяев, либо в обоих: выживание взрослых червей и образование ими яиц зависят от плотности в теле человека, а появление церкариев практически не зависит от числа мирацидиев, проникающих в моллюска. Поэтому частота случаев шистозомоза оказывается довольно стабильной и устойчивой к внешним воздействиям.

Пороговая для распространения заболевания плотность хозяев непосредственно зависит от численности как людей, так и моллюсков (т. е. произведения $N_1 \cdot N_2$ в отличие от отношения, наблюдавшегося в случае с передаваемыми переносчиком микропаразитами). Это связано с тем, что передача заболевания в обе стороны осуществляется свободноживущими стадиями возбудителя. Поскольку плотность популяции человека понизить нельзя, со шистозомозом часто борются, уничтожая ядохимикатами моллюсков, т. е. пытаясь сделать величину R_p ниже единицы (порога передачи). Однако, при таком подходе возникают трудности, связанные с огромными репродуктивными возможностями моллюсков, позволяющими им вновь заселять водоем после прекращения пестицидных обработок. Кроме того, ограничения, к которым приводит снижение плотности популяции моллюсков, в значительной степени компенсируются продолжительной жизнью паразита в теле человека (значение L_{a1} велико). Поэтому несмотря на сильные колебания численности брюхоногих, заболевание может эндемично сохраняться. Наконец, половое размножение шистозомы в теле человека зависит от попадания в него и самцов, и самок, что снижает частоту успешного заражения. Аналогичным образом, заселение островов двудомными (раздельнополыми) растениями труднее, чем однодомными.

Сочетание факторов, определяющих основной коэффициент воспроизводства макропаразитов растений, например черной стеблевой ржавчины (с. 579), еще сложнее. Если забыть на время о существовании стадии полового размножения на барбарисе, то основное воспроизводство паразита происходит в течение вегетационного периода злака: происходит распространение пораженных участков в пределах локального посева и между соседними культурами. Однако облака спор переносятся на большие расстояния, и эпидемия часто развивается гораздо быстрее, чем это могло бы происходить только при локальном размножении. Поэтому, для черной стеблевой ржавчины в расчет R_p следовало бы включить число новых поражений, образовавшихся от одного исходного при дальнем переносе возбудителя. Рассчитанная таким способом величина R_p была бы основным коэффициентом воспроизводства клонов, размножающихся и расселяющихся без половой рекомбинации. Кроме того, можно

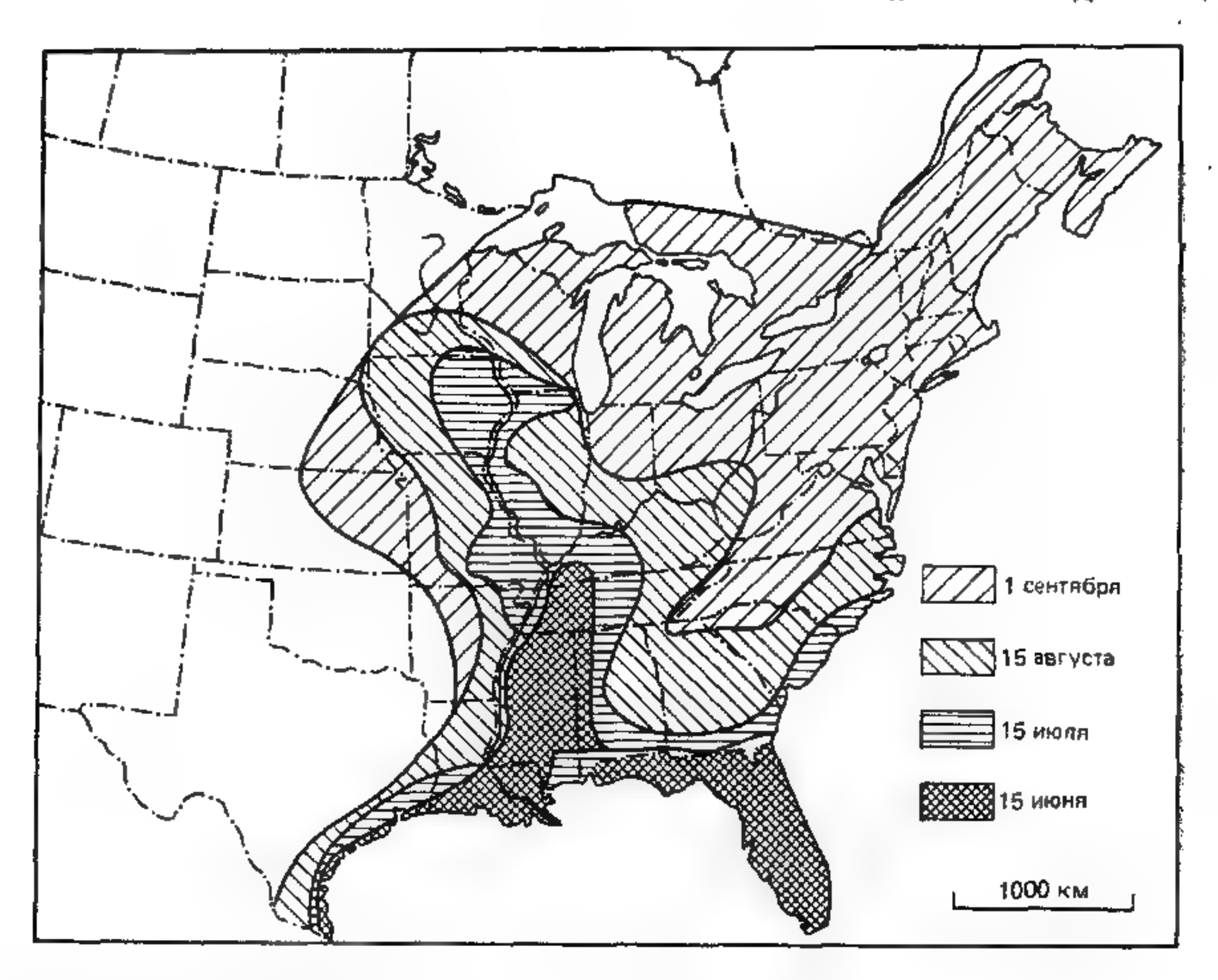


Рис. 12.22. Развитие эпидемии мозаичной болезни злаков (*Helminthosporium maydis*) в США в 1970 г. (По Zadoks, Schein, 1979.)

рассчитать совершенно иное значение R_p — основной коэффициент полового воспроизводства, учитывающий то, что новые клоны (новые рекомбинанты) появляются только на растениях барбариса. Для этого потребовалось бы определить число новых повреждений, возникших от одного исходного, на барбарисе.

Борьба с паразитом, имеющим такой сложный жизненный цикл и способным к массовому расселению на большие расстояния, ставит интересные проблемы. Если необходимо защищать барбарис, то уничтожение злака привело бы к уничтожению болезни в течение времени, определяемого лишь продолжительностью жизни этого кустарника (споры, возникающие на нем, могут заражать только злак). Сходным образом, уничтожение барбариса предупредило бы местное заражение злака, на котором возбудитель не способен зимовать, но при массовом заносе спор в период сезонной «миграции» их облаков эпидемия все же может возникнуть. При мягком климате цикл бесполого размножения продолжается на злаках, сохраняющих на зиму листья. В таком случае борьба до некоторой степени может вестить путем профилактического опрыскивания фунгицидами, но этот способ дорог, поэтому главным ее направлением, независимо от присутствия промежуточного хозяина, является ис-

пользование для посева генетически устойчивых сортов. Промежуточный хозяин, на котором происходит половое размножение, играет в таком случае совершенно особую роль в эпидемиологии заболевания. На нем в ходе рекомбинаций могут возникать новые «расы» паразита, нарушающие барьеры устойчивости, созданные селекционерами.

12.6.5. Паразиты и популяционная динамика хозяев

Применение теории на практике. — Паразиты, безусловно, могут снижать плотность хозяев. — Можно прогнозировать степень снижения плотности хозяина в различных условиях. — Болезнью можно объяснить сложный характер популяционной динамики хозяина.

До сих пор в этом разделе нас интересовала динамика самого заболевания; теперь рассмотрим влияние паразитов на динамику популяций хозяев. В принципе, в отношении взаимодействий между паразитами и хозяевами могут быть сделаны примерно те же выводы, что и в гл. 9 при исследовании отношений хищник—жертва и фитофаг—растение. Паразиты вредят особям хозяина с интенсивностью, зависящей от плотности обеих популяций. Кроме того, зараженные и незараженные особи хозяина проявляют компенсаторные реакции, которые могут существенно снижать поражение их популяции в целом. Теоретически предсказуемы несколько исходов взаимодействия: варьирующая степень сокращения плотности популяции хозяина, варьирующая степень устойчивости и амплитуды колебаний численности и даже множественных состояний равновесия (Anderson, 1979, 1981).

В настоящее время эпидемиология представляет собой одну из наиболее развитых областей экологии. Наиболее богатый материал предоставляет, пожалуй, медицинская статистика; кроме того, существуют сравнимые по объему базы данных, полученные при долговременном изучении эпидемий культурных растений. По-видимому, нет другой области экологии, в которой бы так тесно переплелись теория, результаты долговременных наблюдений и экспериментальных исследований.

Одна из трудностей состоит в том, что паразиты часто вызывают ухудшение «здоровья» своего хозяина, не приводя к его немедленной гибели, поэтому обычно трудно отделить их влияние от действия другого фактора или факторов, с которыми возбудитель взаимодействует (разд. 12.5.5). Другая проблема заключается в том, что даже если паразит является причиной гибели хозяина, без детального обследования трупа это нередко трудно установить (особенно в случае микропаразитов). Кроме того, специалисты, называющие себя паразитологами, раньше

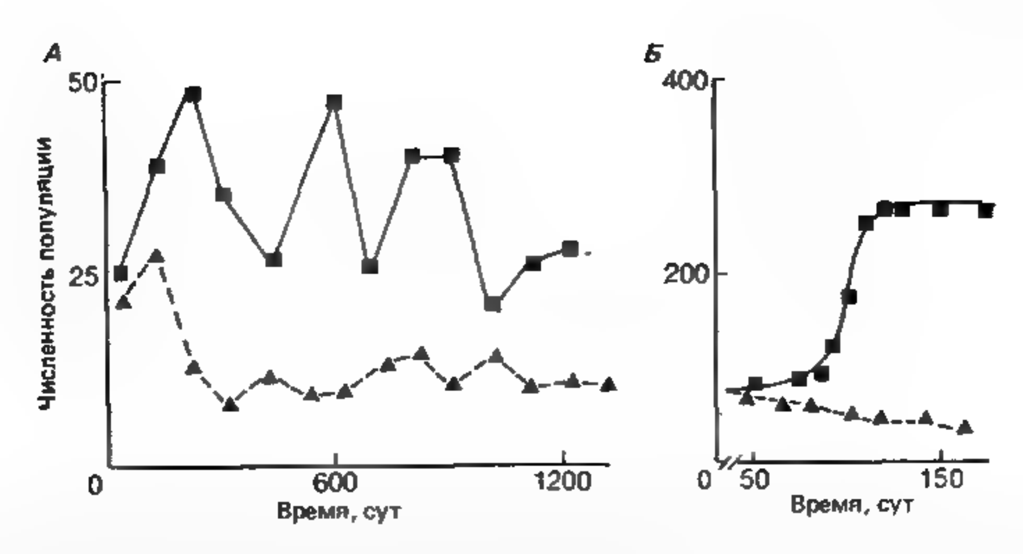


Рис. 12.23. Подавление роста популяции насекомых паразитами из простейших в лабораторной культуре. *А*. Мучной хрущак *Tribolium castaneum* зараженный *Adelina triboli* (По Park, 1948). *Б*. *Laemophloeus minutus*, зараженный *Mattesia dispora* (по данным Finlayson, 1949). Сплошными линиями показаны незараженные популяции, а штриховыми зараженные.

стремились изучать биологию того или иного паразита, не обращая особенного внимания на то, как он влияет на популяцию хозяина в целом, а экологи не были склонны заниматься паразитами. С другой стороны, фитопатологи, медицинские и ветеринарные паразитологи по вполне понятным причинам выбирали для изучения наиболее опасных паразитов, обычно связанных с плотными и агрегированными популяциями хозяев, не слишком интересуясь гораздо более распространенными взаимоотношениями паразитов с популяциями видов, менее зависимых от человека. Возможно, самый определенный вывод, касающийся роли паразитов в популяционной динамике хозяев, — это то, что оценка ее является одной из важнейших проблем, стоящих перед экологией.

Безусловно, в некоторых случаях снижение плотности популяции хозяев под влиянием паразитов хорошо выражено. Широко распространенное и интенсивное использование опрыскиваний, прививок и лекарств в растениеводстве и ветеринарии — все это свидетельство ущерба, ожидаемого в отсутствии борьбы с заболеваниями (в медицине основное внимание часто направлено не на увеличение численности популяции, а на сохранение отдельных особей). Снижение плотности популяции хозяев под влиянием паразитов можно наблюдать и в контролируемых лабораторных условиях (рис. 12.23). Однако для естественных популяций такие непосредственно сравнимые результаты получить необычайно трудно. Даже если одна популяция заражена, а другая нет, незараженная популяция наверняка существует в иных условиях и, не исключено, что сама она заражена другим паразитом, который в первом случае отсутствует или встречается редко.

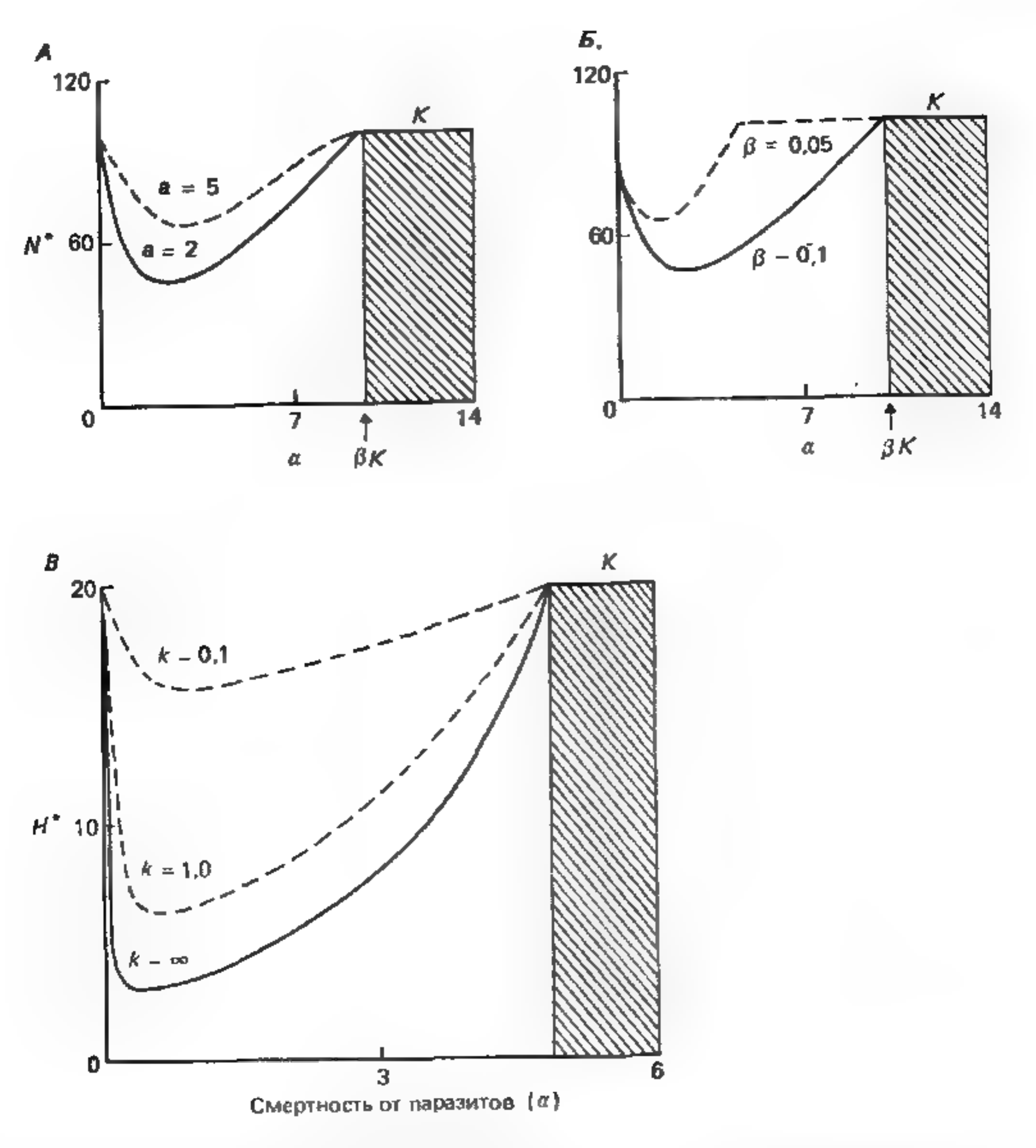
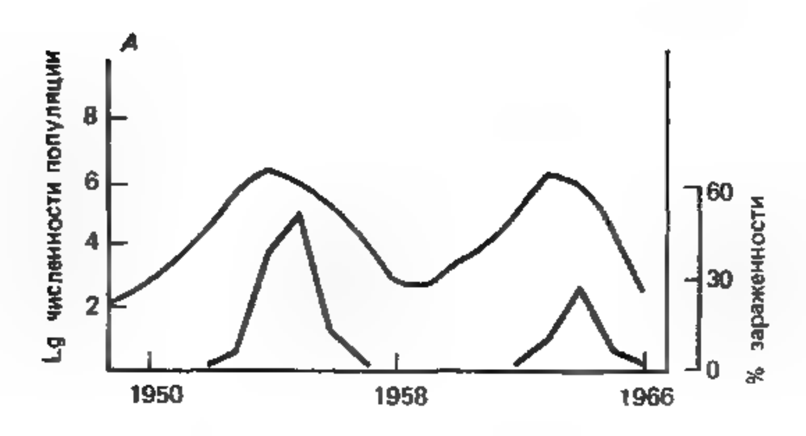


Рис. 12.24. Влияние патогенности паразита на степень подавления им популяции хозяина. *А*. Модели временной инфекции, в которых зараженные хозяева после заражения не выздоравливают. В заштрихованной области паразиты вымирают и популяция хозяев достигает предельной плотности насыщения K: a — скорость размножения хозяина; β — зараженность и α — вызванная паразитами смертность. На этом рисунке приведены две скорости размножения хозяина: $a=2$ и $a=5$, а другие величины остаются постоянными ($b=1$, $\beta=0{,}1$ и $K=100$). *Б*. В отличие от рис. *А* использованы два разных значения зараженности: $\beta=0{,}1$ и $\beta=0{,}05$, а другие величины постоянны ($b=1$, $a=2$ и $K=$ $=100$). *В*. Модель постоянной инфекции, иллюстрирующая связь между равновесным состоянием популяции хозяина (H^*) и параметром α (степень влияния паразита на выживание хозяина). Влияние паразита на популяцию хозяина сильно зависит от степени агрегированности паразита. Тремя кривыми показана связь для случайного размещения ($k=\infty$) и двух случаев сверхрассеяния (отрицательное биномиальное распределение, где $k=0{,}1$ и $1{,}0$). (По Anderson, 1979.)

Степень снижения плотности популяции хозяина, *ожидаемая* в разных условиях, показана на рис. 12.24 (Anderson, 1979), отражающем модели, сходные с описанными выше. В случае скоротечных заболеваний, когда зараженные хозяева не выздоравливают (например, для многих микропаразитов растений и



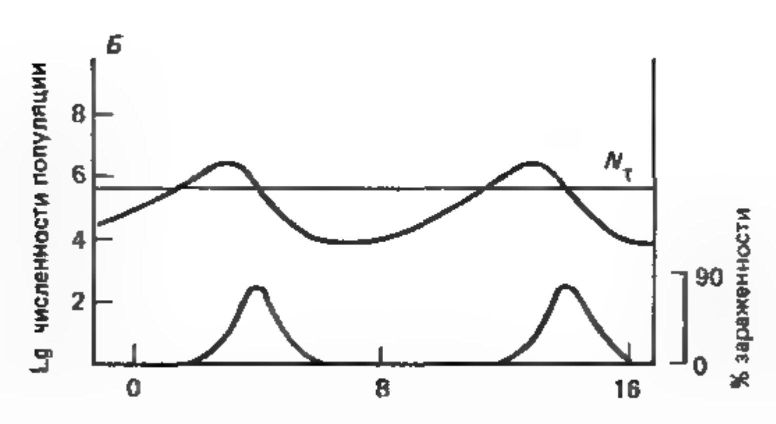


Рис. 12.25. *А*. Наблюдавшиеся изменения численности лиственничной моли *Zeiraphera diniana* в европейских Альпах (масштаб логарифмический) и распространение грануловирусов (масштаб линейный, процеиты). *Б*. Результаты, полученные на теоретической модели. (По Anderson, May, 1980.)

беспозвоночных), наибольшее снижение плотности хозяев происходит при низких — умеренных уровнях патогенности (рис. 12.24, *А* и *Б*). Высокая патогенность ведет к тому, что многие хозяева гибнут, не передав возбудителя, который в итоге исчезает, и популяция хозяина достигает предельной для данной среды плотности. С другой стороны, при появлении патогенности и возрастания ее даже до очень невысокого уровня, плотность популяции хозяев быстро падает. Кроме того, плотность хозяев в большей степени ограничена их репродуктивными возможностями (рис. 12.24, *А*), чем высокой скоростью заражения паразитами (рис. 12.24, *Б*). Сходная картина (рис. 12.24, *В*) возникает и в случае устойчивых инфекций (например, большинства макропаразитарных). Хорошо видно, что по мере увеличения агрегированности паразитов, их влияние на плотность популяции хозяев уменьшается. Вспомним, однако, что пониженная плотность более устойчива, если паразиты агрегированы в результате усиления зависимого от плотности контроля.

Итак, в целом паразиты должны снижать плотность популяций своих хозяев, причем сильнее всего при низкой и умеренной патогенности. Этот результат заслуживает внимания с точ-

ки зрения все более частого использования паразитов для борьбы с вредителями.

Наконец, растет число данных, свидетельствующих о том, что болезни можно объяснить (по крайней мере частично) более сложными картинами популяционной динамики хозяина, особенно циклическими колебаниями численности. Например, на рис. 12.25 показаны такие колебания, наблюдавшиеся в альпийской популяции вредителя лиственницы *Zeiraphera diniana* на фоне изменений частоты зараженности вирусом гранулеза. Здесь же изображены весьма сходные колебания, полученные с помощью модели взаимодействия (Anderson, May, 1980). Аналогичное совпадение можно получить, например, в модели взаимодействия лиса—вирус бешенства, описывающей трехпятилетние циклические колебания численности млекопитающего даже в отсутствие более обычных естественных циклов (Anderson et al., 1981), а также для популяции шотландской куропатки, зараженной нематодой *Trichostrongylus tenuis*, на севере Англии (Potts et al., 1984; Hudson, 1986; см. разд. 15.4.2).

Предположения о существенном влиянии болезней на динамику популяций находят все большее подтверждение.

12.7. Полиморфизм и генетические изменения у паразитов и их хозяев

Связь генов вирулентности и устойчивости. — Патогены и динамический полиморфизм в природных популяциях.

В подавляющем большинстве случаев неверно говорить об «экологии вида», поскольку для видов характерна как внутрипопуляционная, так и межпопуляционная генетическая изменчивость. Это особенно важно учитывать, изучая паразитов и их хозяев. Из сельскохозяйственной практики мы знаем, что циклы «бума и спада» объясняются последовательным появлением новых устойчивых сортов культурных растений и новых вирулентных штаммов их патогенов. Присутствие заболевания снижает приспособленность зараженных особей, устойчивые индивидуумы получают преимущество, и гены устойчивости распространяются в популяции. Однако наличие устойчивых к инфекции хозяев снижает приспособленность патогенов, возбудители с генами, обеспечивающими вирулентность, получают преимущество, и «вирулентные» гены также распространяются в популяции. В большинстве работ по этой тематике было обнаружено точное, «один к одному», т. е. *ген к гену*, соответствие между устойчивостью хозяев и вирулентностью возбудителей. Впервые такая связь была показана (Flor, 1960, 1971) для ржавчины льна (*Melampsoralini*), а в настоящее время она известна для многих других болезней. Существуют и другие

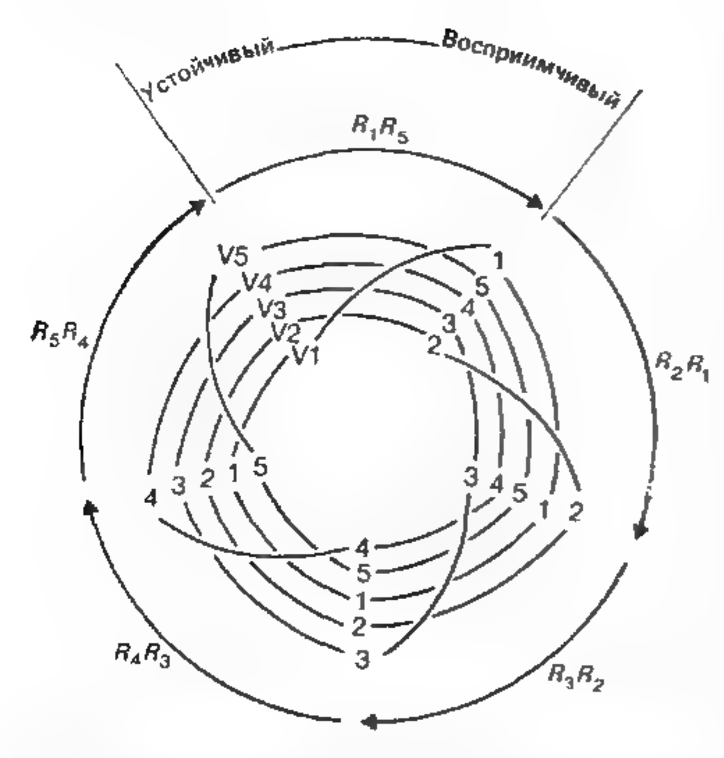


Рис. 12.26. Схема, иллюстрирующая варианты взаимодействия генов устойчивости (R) хозяина с пятью соответствующими генами вирулентности паразита в системе циклического сбалансированного полиморфизма. (По Person, 1966.)

виды устойчивости (например, связанные со способностью отличать хозяев от нехозяев), обычно контролируемые многими генами, но полиморфизм и быстрые эволюционные изменения наиболее ярко выражены именно при «одногенном» механизме ее развития.

Если популяции хозяина и паразита эволюционируют совместно без селекционного вмешательства человека, то за размножением определенного штамма возбудителя следует увеличение доли устойчивых особей хозяина. Повышение частоты генов устойчивости снижает встречаемость генов вирулентности в популяции возбудителя. Преимущество получает другой штамм паразита, а это в свою очередь ведет к увеличению доли генов, определяющих устойчивость уже к нему возбудителя. Различные штаммы возбудителя по очереди широко распространяются и снижают свою численность, что способствует поддержанию динамического полиморфизма в генетической структуре популяций как паразита, так и хозяина (рис. 12.26). Фактически, такой естественно возникающий полиморфизм, приводит к тому же результату, что и искусственное смешивание в посевах различных линий растения, разрабатываемое агрономами для борьбы с заболеваниями культур.

Генетический полиморфизм — только одно из последствий взаимного давления отбора при коэволюции паразитов и их хозяев. У человека, страдающего сонной болезнью, во время ее рецидивов наблюдаются циклические фенотипические реакции, не связанные с генетическими изменениями. Возбудитель заболевания трипаносома, имеет меняющийся набор антигенов, которые по очереди активируются тонкими молекулярными механизмами в ответ на последовательную выработку хозяином средств иммунной защиты (рис. 12.27). В результате *в теле* человека происходят сильные колебания численности трипаносом.

И последний пример. При коэволюции вируса миксоматоза и его хозяина кролика вслед за резкими колебаниями плотно-

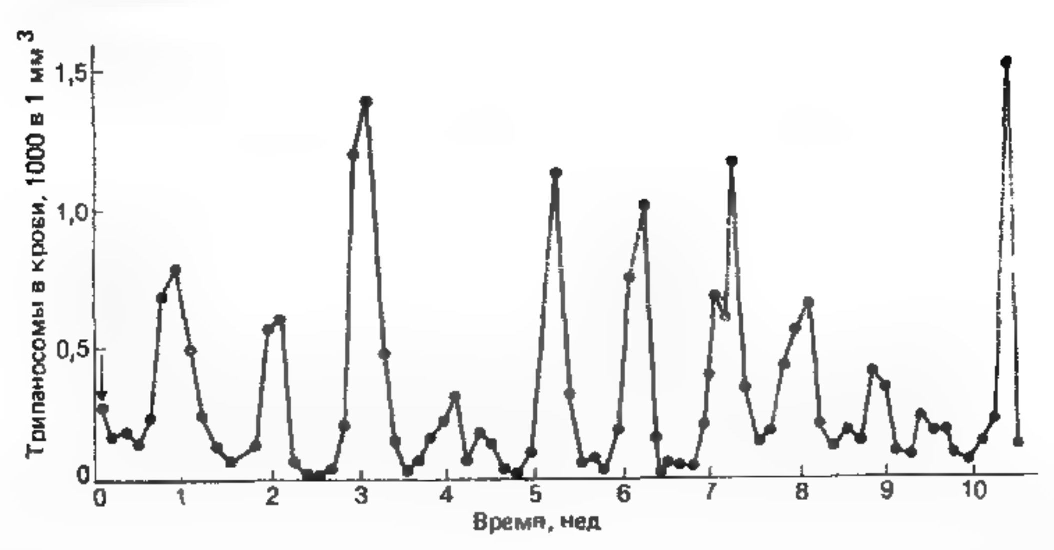


Рис. 12.27. Колебания численности трипаносом в крови больного сонной болезнью. При каждом подъеме численности популяция трипаносом отличается по антигенам от популяции на соседних подъемах. (По Ross, Thomson, 1910.)

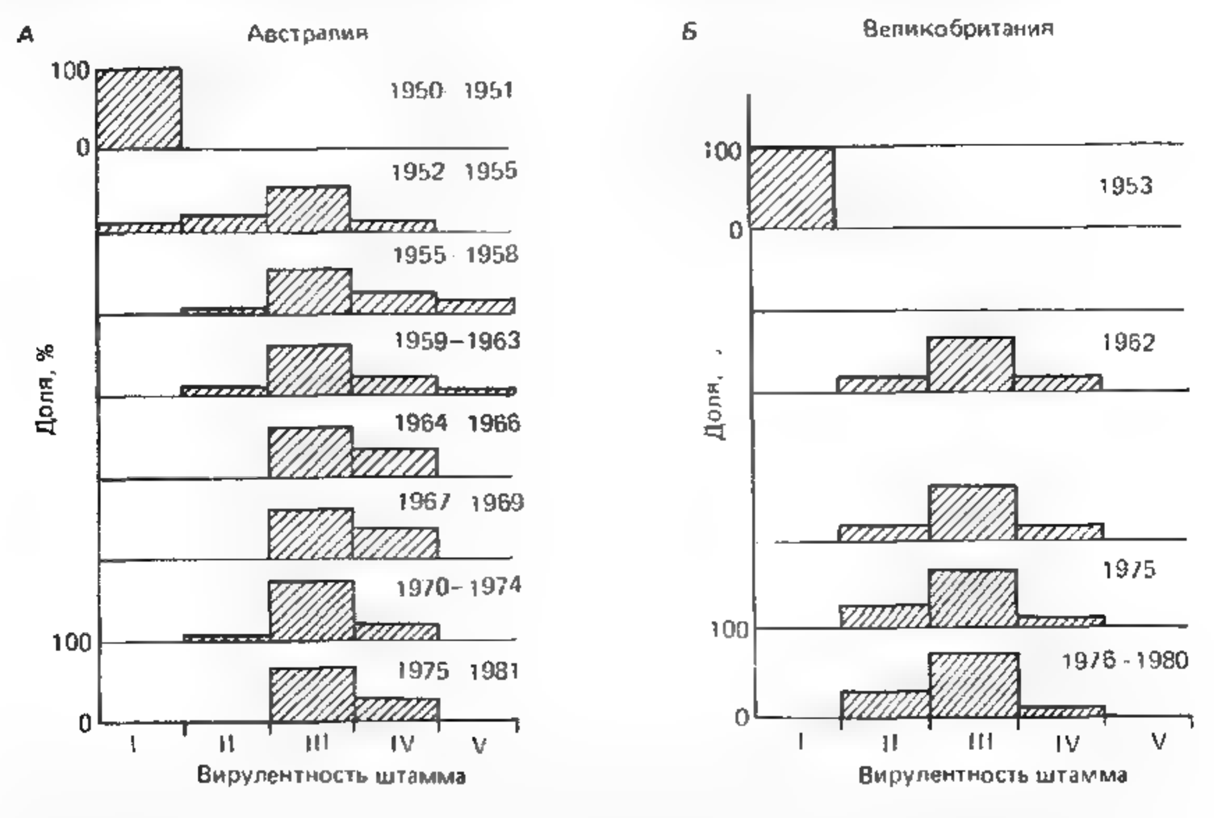


Рис. 12.28. *А*. Пропорции, в которых различные штаммы миксовируса были обнаружены в диких популяциях кроликов в Австралии в разные периоды с 1951 по 1981 гг. *Б*. Сходные данные для диких популяций кроликов в Великобритании с 1953 по 1980 гг. Штамм I — наиболее вирулентен, а штамм V — наименее. (По May, Anderson, 1983, из данных, собранных Fenner, 1983.)

сти зараженных популяций последовала внешне стабильная ситуация, в которой возбудитель сохранял средний уровень вирулентности (рис. 12.28; Lewin, Pimentel, 1981; May, Anderson, 1983). Такое снижение вирулентности паразита при возрастании устойчивости хозяина, можно сравнить с долговременными эволюционными процессами, приведшими в естественных условиях к тесной сопряженности жизненных циклов биотрофных патогенов и их хозяев (например, у ржавчинных грибов).

Огромный объем современной литературы по экологии посвящен роли генетической изменчивости хозяев и паразитов. Нигде больше в этой науке не уделяется такого пристального внимания механизмам естественного отбора, обусловленным взаимодействиями между организмами. В эволюции этих взаимодействий огромное значение имеет половая рекомбинация и перестройка генетического материала. Действительно, непрекращающаяся борьба паразита и хозяина может быть главной движущей силой эволюции и сохранения самих половых различий. В следующей главе мы увидим, что половые процессы при мутуализме, напротив, не имеют особого значения, специфичность взаимосвязей выражена в меньшей степени, а массовых вспышек численности, вероятно, не происходит. Другими словами, эволюционные последствия борьбы и партнерства совершенно различны.

Глава 13

Мутуализм

13.1. Введение

Планетарная биомасса в значительной мере образована мутуалистами. — Мутуализм бывает факультативным и облигатным.

Мутуализмом называют взаимодействия между парами видов, приносящие обоюдную пользу, т. е. в популяции каждого из этих видов (мутуалистов) особи растут и(или) выживают и(или) размножаются с бо́льшим успехом в присутствии особей другого вида. Преимущества могут быть разные. Чаще всего они заключаются в том, что по крайней мере один из партнеров использует другого в качестве пищевого ресурса, тогда как другой получает защиту от врагов или благоприятные для роста и размножения условия. В других случаях вид, выигрывающий в пище, освобождает партнера от паразитов (например, рыбы-чистильщики), опыляет растения или распространяет семена. Несмотря на преимущества, получаемые каждым из партнеров, при рассмотрении мутуализма важно помнить, что речь отнюдь не идет о дружеской взаимопомощи. Каждый партнер, по существу, действует «эгоистично» и выгодные отношения возникают просто потому, что получаемая им польза перевешивает требуемые затраты. Подробный обзор проблемы можно найти в литературе (Boucher et al., 1984).

В ранних работах по экологии мутуализм обычно недооценивали или вообще упускали из виду. Тем не менее, это явление распространено очень широко. От него зависит образование значительной доли биомассы планеты — например, доминантами лугов и лесов (корни растений тесно связаны с грибами — микориза), а также корралами (в полипах находятся одноклеточные водоросли). Большинство растений имеет микоризу; многие цветковые растения связаны с насекомыми-опылителями, наконец, кишечник у очень большого числа животных населен мутуалистическим сообществом микроорганизмов.

Мутуализм очень мало изучался с помощью математического моделирования, широко применяемого при анализе конкуренции, взаимодействий хищник—жертва и паразит—хозяин (May, 1982), хотя некоторые достижения здесь все же имеются (Vandermeer, Boucher, 1978; Vandermeer, 1980). Действительно, при исследованиях экологии мутуализма больше внимания

уделялось вопросам общебиологическим (физиологии, морфологии, поведению), а не динамике популяций. В структуре этой главы такой уклон нашел свое отражение.

Сначала рассматривается ряд примеров мутуалистических связей между особями разных видов, начинающийся *факультативным* мутуализмом (каждый партнер или симбионт получает пользу от другого, но не зависит от него), продолжающийся взаимодействиями, *облигатными для одного*, по факультативными для другого партнера, и наконец, завершающийся отношениями, *облигатными для обоих.* Затем обсуждаются примеры, в которых один вид населяет поверхность или полость тела другого, а также случаи, когда один партнер (эндобионт) обитает внутри клеток другого, причем оба организма тесно связаны физиологически (рис. 13.1). В конце главы анализируется мнение, согласно которому эволюция мутуалистических отношений между организмами определяла основные этапы эволюции высших животных и растений. Кроме того, делаются попытки сравнить экологию паразитов и мутуалистов.

13.2. Примеры мутуализма, включающего поведенческие взаимосвязи

Классификация преимуществ, получаемых партнерами при различных видах мутуализма, требующих сложных поведенческих связей, — непростая задача. Их разнообразие иллюстрируют следующие примеры.

13.2.1. Медоуказчик и медоед

Африканская птица медоуказчик замечательным образом связана с млекопитающим, капоким медоедом. Она разыскивает пчелиные гнезда и приводит к ним партнера. Млекопитающее вскрывает гнездо и поедает мед и личинок пчел, а медоуказчик питается остатками его трапезы. Птица может разыскивать пчелиные гнезда, но не способна их вскрыть; медоед, наоборот, легко их вскрывает, но находит с трудом. Взаимосвязанное поведение приносит животным обоюдную пользу.

13.2.2. Креветки и бычки

Креветки рода *Alphaeus* выкапывают норы, которые бычки *Cryptocentrus* используют как убежища в среде, где иначе трудно укрыться от врагов. Креветка почти ничего не видит и, когда покидает нору, с помощью своих антенн постоянно поддерживает контакт с рыбой, получая таким образом предупреждения о любых изменениях обстановки (рис. 13.2). Бычок пользуется местообитанием с донными осадками, содержащими обильный

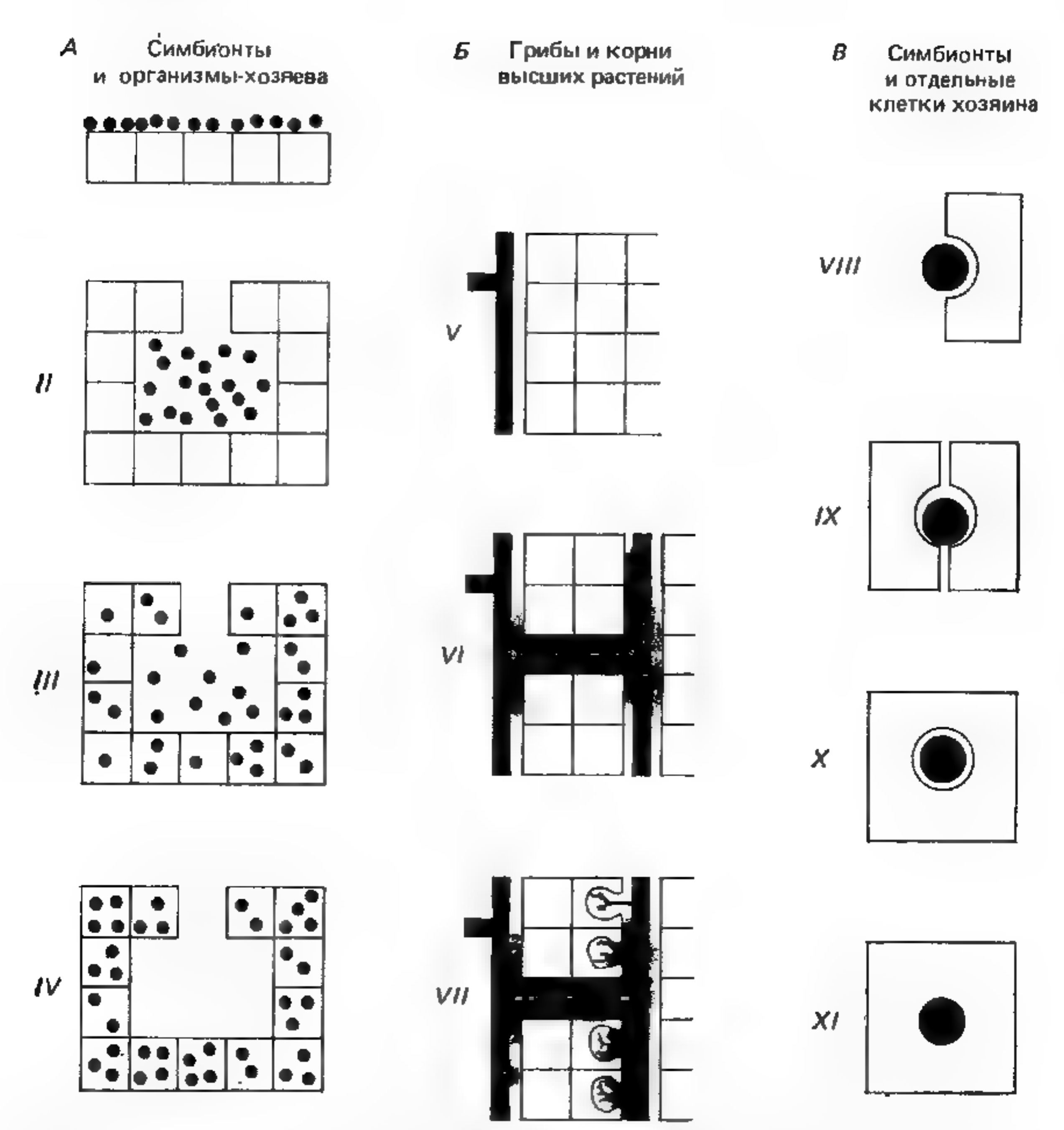


Рис. 13.1. Типы морфологической интеграции между симбионтами и хозяевами *А*. Симбионты (черные кружки) и организм-хозяин (квадраты): *I* — симбионты расположены полностью на поверхности (например, эпифитные или эпизойные микробы); *II* — симбионты внутри организма (например, микроорганизмы пищеварительного тракта, такие, как микробы из рубца жвачных); *III* — симбионты внутри организма, частично вне клеток, частично внутри клеток, как наблюдается у сине-зеленых водорослей в тропических морских губках; *IV* — симбионты полностью внутриклеточные. *Б*. Гифы грибов и корни высших растений: *V* — ризосфера грибов, которые не проникают в корни; *VI* — эктотрофная микориза лесных деревьев, при которой грибы проникают между клетками корней, но не внутрь них; *VII* — грибы, которые проникают в корни и клетки при помощи гаусторий, как в случае ячеистой древесной микоризы; гаустория окружена мембраной из ткани хозяина. *В*. Симбионты и отдельные клетки хозяина: *VIII* — симбионты в тесном физическом контакте с поверхностью клеток хозяина, но при этом и в контакте с внешней средой (например, лишайники *Prochloron* на асцидиях); *IX* — симбионты в окружении клеток хозяина, но не внутри клеток; *X* — симбионт внутри клеток хозяина и окруженный его вакуолью (большинство внутриклеточных симбионтов); *XI* — симбионты, расположенные свободно в цитоплазме (например, внутриядерные бактерии). (Из Smith, 1979.)

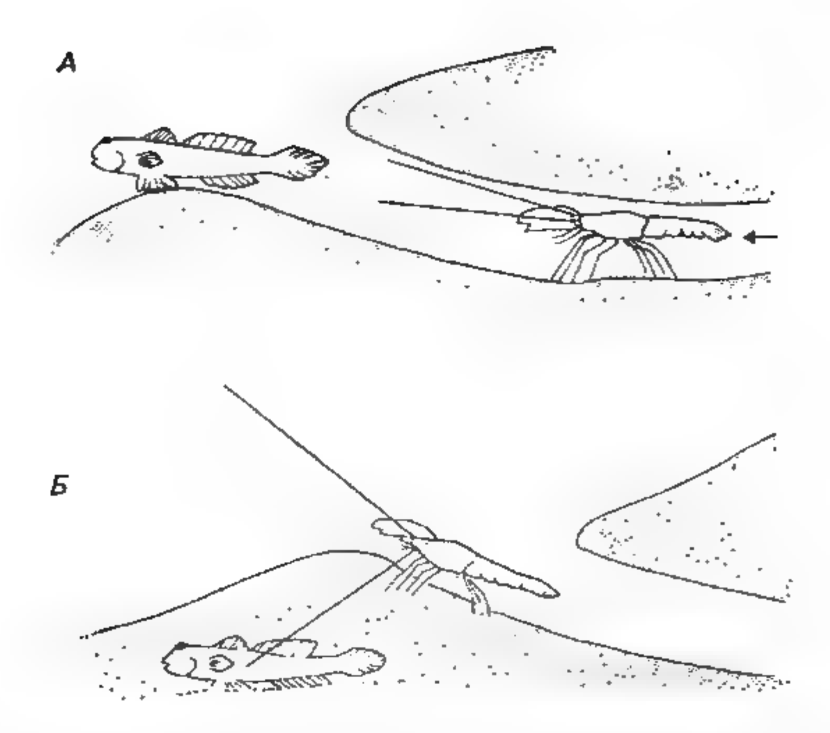


Рис. 13.2. Последовательность поведенческих актов в процессе выхода из норы при мутуализме креветки *Alpheus djiboutensis* и рыбы *Cryptocentrus cryptocentrus*. *А*. Креветка движется головой вперед к выходу из норы; антенны несколько приподняты и раздвинуты, так что их кончики отстоят друг от друга на 2—3 см. *Б*. Вне норы креветка одной антенной касается рыбы. (По Karplus et al., 1972.)

корм, а креветка — зрительной системой партнера, позволяющей ей, не подвергаясь опасности, на короткое время покидать нору и питаться снаружи от нее (Fricke, 1975).

13.2.3. Рыба-клоун и актиния

Разнообразные типы мутуалистических поведенческих отношений встречаются у обитателей тропических коралловых рифов (мутуалистами являются и сами кораллы — см. ниже). Рыба-клоун *Amphiprion* живет рядом с актиниями (например, *Physobrachia*, *Radianthus*) и прячется среди их щупалец от врагов. Внутри актинии, рыба покрывается защитной слизью, предохраняющей от действия стрекающих нематоцист (эта слизь нужна самой актинии, чтобы предотвратить выстреливания нематоцист при соприкосновении соседних шупалец). Рыба, безусловно, получает защиту, но актинии это сотрудничество также полезно, поскольку рыба-клоун нападает на приближающихся рыб, включая и тех, которые обычно питаются актиниями (Fricke, 1975).

13.2.4. Рыбы-чистильщики и их клиенты

Еще одна явно мутуалистическая связь существует между рыбами, называемыми «чистильщиками», и их «клиентами». Чистильщики поедают эктопаразитов, бактерий и отмершие ткани с поверхности тела клиента. Различают сорок пять видов

таких рыб. Они часто держатся на постоянном участке, тогда как их клиенты периодически посещают эти «пункты чистки»; причем тем чаще, чем больше на них паразитов. У обоих партнеров характерное поведение, позволяющее им узнавать друг друга и возникшее, по-видимому, в ходе тесной коэволюции. Чистильщики получают источник корма, а клиенты освобождаются от вредных объектов. В эксперименте на Багамских островах (Limbaugh, 1961) с отдельных участков рифа удалили всех рыб-чистильщиков. У рыб-клиентов развивались кожные заболевания и за две недели численность их популяций снижалась. Сходный эксперимент на Гавайских островах дал отрицательный результат, тем не менее вполне вероятно, что отношения чистильщик—клиент часто действительно мутуалистические. Обнаружено также, что чистильщиками рыб являются 6 видов креветок.

13.2.5. Муравьи и акация

Еще одно такое мутуалистическое взаимодействие типа чистильщик—клиент описано (Janzen, 1967) в Центральной Америке у одной из акаций (*Acacia cornigera*) с муравьями *Pseudomyrmex ferruginea*. В полых шипах этого растения муравьи строят гнезда, а листочки перистых листьев дерева несут на концах богатые белком тельца Белта (фото 12), которые муравьи собирают и используют в пищу; кроме того, на листьях муравьев привлекают выделяющие сахар нектарники. Со своей стороны, насекомые защищают эти небольшие светолюбивые деревца от конкурентов, активно «обстригая» чужие побеги, проникающие в их крону, а также защищают растение от фитофагов.

Этот пример мутуализма позволяет по-новому взглянуть и на возможную роль других растительных структур. Нектарники на вегетативных частях встречаются по меньшей мере у видов 39 семейств, населяющих многие экосистемы по всему свету. Если их назначение на цветках легко объяснимо необходимостью привлечения опылителей, то в данном случае оно менее понятно. Они, безусловно, привлекают муравьев, иногда в огромном количестве, но интерпретируя это явление, «протекционисты» (считающие, что муравьи защищают растения от фитофагов) расходятся с «эксплуатационистами», видящими в муравьях не больше пользы для растений, чем в блохах для собак (скептическая точка зрения, вполне допустимая в научных исследованиях). Обзор этой проблемы сделан Бентли (Bentley, 1977). Такого рода расхождения в толковании могут быть устранены в ходе тщательно разработанных и контролируемых экспериментах типа проведенного с растением *Helianthella quinquenervis* (Inouye, Taylor, 1979), имеющего расположенные вне цвет-

ков нектарники. Этот вид может сильно страдать от мух-терфритид, личинки которых, если с растения удалить всех муравьев, повреждают иногда более 85% развивающихся семян. Контрольные экземпляры с муравьями от такого ущерба почти полностью избавлены.

13.3. Мутуализм, включающий разведение растений или животных

13.3.1. Человек как мутуалист культурных растений и домашних животных

Наиболее впечатляющие примеры мутуализма мы находим в сельском хозяйстве. Численность растений пшеницы, ячменя, овса, кукурузы и риса, а также площади, занятые под них, во много раз больше, чем были бы без специального культивирования. Рост народонаселения со времен охотников и собирателей может служить мерой пользы, которую человек извлекает из этого взаимодействия. Нельзя проверить этого экспериментально, но легко представить себе, к каким последствиям для популяции, например, риса во всем мире привело бы исчезновение человека или как отразилось бы на человечестве уничтожение всех посевов риса. Стоит отметить, что человек разводит и такие растения, как кофе, табак и опиумный мак, содержащие сильнодействующие защитные вещества (кофеин, никотин и т. д.). Очевидно, что растения получают при этом выгоду, но получат ли от них пользу люди, зависит от способа применения этих алкалоидов. Одомашнивание крупного рогатого скота, овец и других млекопитающих также связано с мутуализмом — без человека множество таких животных быстро погибнет, а у людей без домашних животных сильно изменится рацион питания.

Сходные мутуалистические отношения развились в сообществах термитов и муравьев.

13.3.2. «Разведение» гусениц муравьями

Классический пример мутуализма, включающего разведение одним животным другого, — взаимодействие между бабочкой голубянкой *Lycaena avion* и муравьями. Бабочка откладывает яйца на бутоны тимьяна, и ее личинки очень похожи на цветки, которыми они питаются. Спустя приблизительно 20 сут (после третьей линьки) гусеница покидает растение и начинает нецеленаправленно перемещаться — растениями она больше никогда не питается. Когда личинку находит муравей, в ответ на его поглаживание она выделяет из медоносной железы капельки жидкости, которые муравей выпивает. После сложной последовательности взаимных сигнальных действий он переносит гусе-



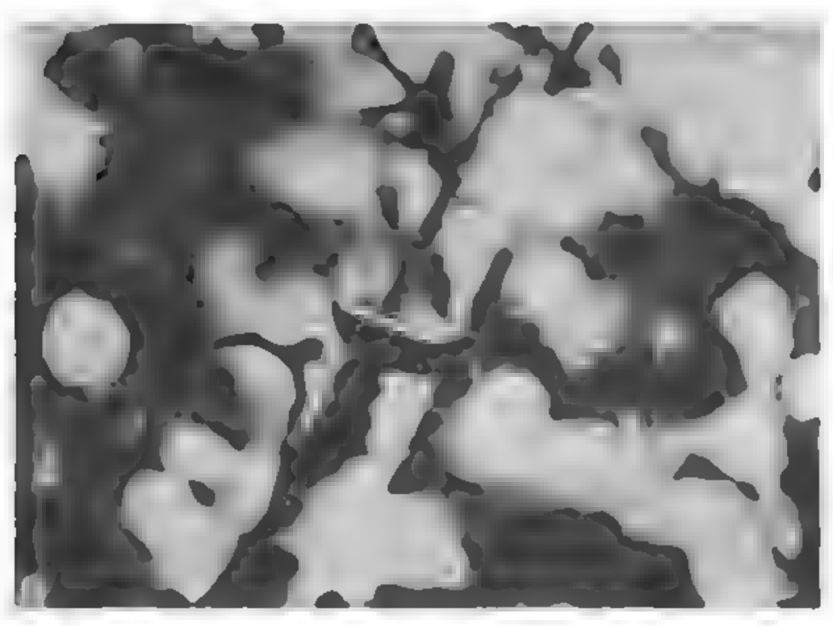


Фото 12. Отдельные структуры акации *Acacia cornigera*, которые привлекают муравьев-мутуалистов. *А*. Богатые белком тельца Бельта на кончиках листьев. *Б*. Полые шипы, используемые муравьями для устройства гнезд. (Фотографии Gilbert.)

ницу в свою подземную колонию, где она находится около 11 месяцев. Часть этого времени она пребывает в зимней спячке или в состоянии куколки, но когда бывает активна, то питается молодыми личинками муравьев. В июне, завершив личиночное развитие, бабочка покидает муравейник.

Жизненный цикл этой голубянки столь причудлив, что может показаться невероятным, если не знать, что он является лишь частью сложного эволюционного ряда взаимодействий между муравьями и многими представителями семейства Lycaenidae, к которому она принадлежит (см., например, Ford, 1945). Другие бабочки из этого семейства также «пасутся» муравьями (хотя не всегда внутри их колоний), и гусеницы у большинства

его видов имеют медоносные железы, которые «выдаивают» муравьи. Практически так же они «пасут» и «доят» многие виды равнокрылых, получая от них сахаристые выделения. Муравьи защищают этих насекомых от хищников и паразитоидов, аналогично тому как в обмен на секрет внецветковых нектарников, они по-видимому, охраняют соответствующие растения от фитофагов (Strong et al., 1984).

В Европе бабочка *L. avion* — редкий, находящийся под угрозой исчезновения вид. Недавно она исчезла в Великобритании. Сложный цикл развития делает ее полностью зависимой от присутствия цветущего тимьяна, а затем — личинок муравьев. Партнерами, по-видимому, могут быть только муравьи двух видов (*Myrmica scabrinoides* и *M. laevonoides*), а луга на известняках, служащие местообитанием как для тимьяна, так и для этих муравьев, быстро исчезают. Жизненный цикл этого вида является, таким образом, классическим примером «слишком узкой специализации», при которой особенно велика опасность вымирания.

13.3.3. Разведение грибов жуками

Большая часть тканей растений, включая древесину, недоступна животным в качестве непосредственного источника пищи, потому что у них нет ферментов для переваривания целлюлозы и лигнина (см. гл. 3 и 11). Однако такие ферменты есть у многих грибов, и питающиеся ими животные, косвенно получают доступ к богатому энергией корму. В ряде случаев между ними и грибами-редуцентами возникают весьма специализированные мутуалистические отношения. Жуки-короеды (семейство Scolytidae) прокладывают в мертвой или отмирающей древесине глубокие ходы, в которых поселяются специфичные для данного вида жуков грибы, постоянно выедаемые личинками. Эти насекомые, вероятно, переносят «посевной материал» грибов в своем пищеварительном тракте, хотя у некоторых видов на голове обнаружены специальные щетки из волосков, собирающие споры. Грибы служат жукам пищей и используют их при заселении новых ходов в древесине — отношения вполне мутуалистические (рис. 13.3).

13.3.4. Разведение грибов муравьями

У некоторых видов муравьев (и термитов) наблюдается еще более тонкая система разведения грибов. Самым замечательным примером можно считать здесь муравьев рода *Atta*. Они выкапывают в почве полости объемом два — три литра. Грибы культивируются в них на листьях, срезаемых с ближайших растений, причем вся колония муравьев иногда полностью зависит

от этого источника пищи. И в данном случае грибы выигрывают, так как не только поедаются, но и расселяются. Готовая к размножению самка, покидая старую колонию, чтобы основать новую, заполняет «посевным материалом» гриба особый карман в своей глотке.

13.4. Мутуализм при опылении

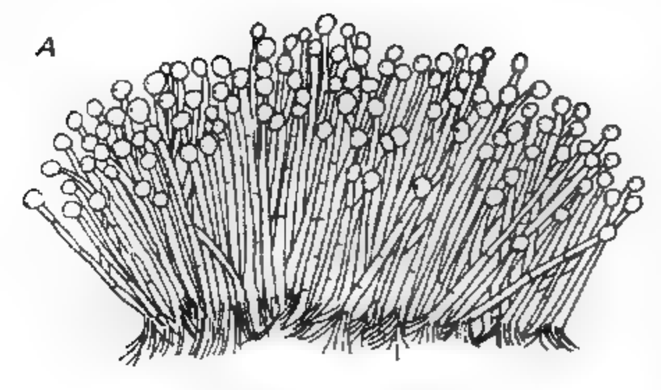
Цветки, опыляемые насекомыми, бывают «универсалами» и «специалистами». — Выгоды специализации. — Мутуализм при опылении инжира бластофагами.

Большинство животных, участвующих в опылении цветков, в качестве «вознаграждения» получают нектар или пыльцу. Нектар, по-видимому, служит растению только для привлечения опылителей и образование его представляет собой в сущности расход веществ, в основном углеводов, которые оно могло бы использовать само для роста или других целей. Однако эти траты компенсируются пользой от опыления. (Столь же «расточительны» многие виды растений, образуя плоды, которые привлекают животных и служат им кормом; выгода заключается в расселении содержащихся в плодах семян).

Опыление — это процесс переноса пыльцы с пыльника одного цветка на рыльце другого, иногда на том же растении. Множество цветковых видов, особенно однолетников, в норме являются самоопыляемыми, т. е. способны к самооплодотворению и не нуждаются в переносчике пыльцы. Прочие тесно связаны с опылителями, обеспечивающими перекрестное опыление и перекрестное оплодотворение. По-видимому, эволюция специализированных цветков и способов привлечения к ним животных вызвана тем, что *внутривидовой* аутбридинг и(или) избегание *межвидового* аутбридинга дают существенные адаптивные преимущества. Мы не будем обсуждать возможные выгоды, даваемые некоторым растениям за счет развития систем аутбридинга (по-видимому, приводящего как к генетическим, так и к энергетическим затратам). Как и в отношении самого полового размножения, причины эволюции аутбридинга еще не понятны (см., например, Williams, 1975; Maynard, Smith, 1978). Однако они были столь серьезными, что обусловили значительную долю разнообразия в царстве растений и возникновение некоторых из наиболее тонких мутуалистических связей.

Опылителями цветковых растений являются и теплокровные, в том числе колибри, летучие мыши и даже мелкие грызуны и сумчатые (фото 13), однако, без сомнения, основные опылители — это насекомые (Grant, 1963).

В простейших случаях опыления насекомыми нектар или пыльца имеются в изобилии и легко доступны для самых раз-



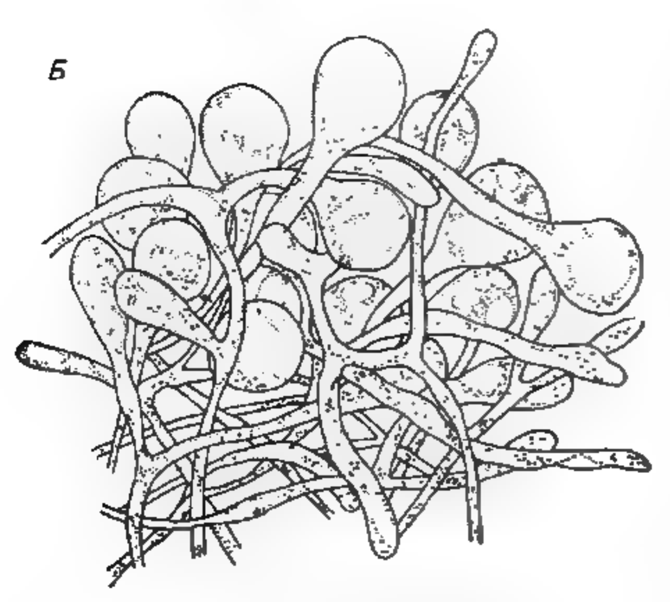


Рис. 13.3. *А*. Амброзиевый гриб, который растет в ходах, прокладываемых жуком *Xyleborus xylographus*. (Из работы Хаббарда.) *Б*. Часть мицелия гриба, культивируемого южноамериканскими муравьями *Moellerius*, на котором видны раздутые части типа «кольраби», используемые муравьями в пищу. (Из работы Bruch.)

нообразных посетителей. Примером служит ежевика (*Rubus fruticosus*), которая выделяет нектар в таком количестве, что местами его даже слишком много для многочисленных питающихся им видов. У других растений различным образом специализированные структуры цветка защищают нектар от всех посетителей, кроме нескольких видов насекомых, имеющих соответственно устроенные ротовые органы. В семействе лютиковых прослеживается последовательная эволюция формы нектарников — от открытых у *Ranunculus ficaria* через простые крышечки, защищающие нектароносную зону лепестков, к сложным заполненным нектаром нектарникам-шпорцам у *Aquilegia*. Специализация цветков ограничивает разнообразие насекомых, способных собирать нектар и, следовательно, играть роль опылителей. Это приводит к трем основным последствиям: 1) опылители, как правило, посещают экземпляры только одного вида (возможно, это связано с формированием у насекомого «образа искомого»), что повышает вероятность внутривидового аутбридинга; 2) на рыльцах других видов теряется меньшее количество пыльцы данного растения; 3) в результате научения или эволюции у насекомых могут развиваться специальные навыки, делающие их более эффективными сборщиками пищи по сравнению с опылителями-универсалами.

Процесс опыления у орхидных дает примеры наиболее тесных, по-видимому, возникших в результате коэволюции, мутуалистических взаимоотношений (фото 14), которые по крайней мере для одного из партнеров облигатны. Другие тонко организованные их варианты могли и не требовать коэволюции (взаимного отбора каждого из партнеров другим). Например, разные




Фото 13. Животные-опылители. *Слева*: медоносная пчела *Apis mellifera* на цветке малины. *Справа*: птица *Promerops cafer*, питающаяся на *Protea eximia*. (Фотография Heather Angel.)

представители рода ваточник (*Asclepias*) опыляются шмелями одного и того же вида, но их цветки устроены так, что пыльцевая масса пристает к различным частям тела насекомого и попадает затем только на рыльце растения соответствующего вида. Это препятствует межвидовому перекрестному опылению, однако и здесь можно видеть, что, хотя шмель остается неспециализированным опылителем, виды ваточника вынуждены специализироваться.

У большинства растений цветение происходит в определенный сезон, и это строго ограничивает степень специализации опылителя. Его жизненный цикл может стать полностью зависимым от определенных цветков как источника пищи только в том случае, если совпадает со временем их распускания. Это возможно для насекомых, использующих цветки в течение короткого периода (например, только для питания, как у чешуекрылых). Долгоживущие опылители, например летучие мыши и грызуны или пчелы с их долговременными колониями, вероятно все же до определенной степени являются универсалами, поочередно использующими в течение сезона цветы разных видов или, если нектар недоступен, переходящими на другие виды корма.

Замечательный и совершенно особый тип облигатного для обоих партнеров мутуализма известен между инжиром (*Ficus*, семейство *Moraceae*) и его опылителем, бластофагой из перепончатокрылых (Wiebes, 1979; Janzen, 1979).

Цветки в этом случае находятся в полости, образуемой разросшимся ложем соцветия (мясистыми тканями стебля), причем мужские и женские — на разных частях растения. Женские цвет-

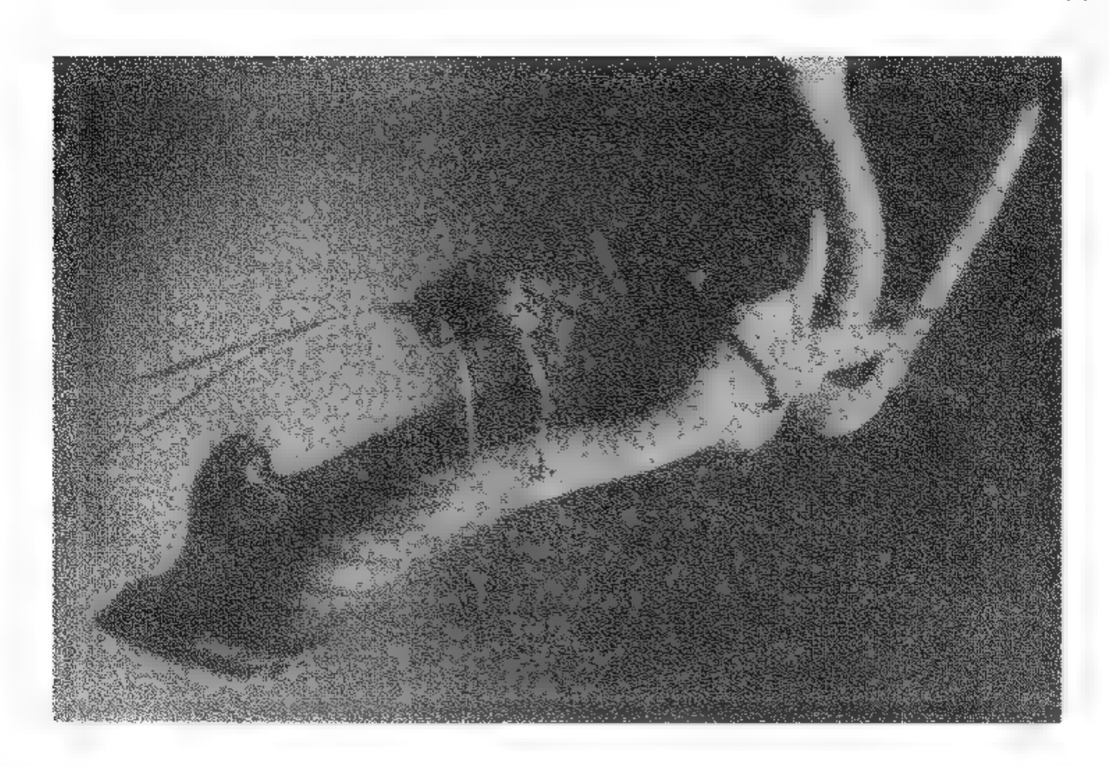


Фото 14. Псевдокопуляция самца наездника *Lissapimpla excelsa* с орхидеей *Cryptostylis subulata*. (Фотография Mantis Wildlife Films/OSF.)

ки бывают двух типов — длинно- и короткостолбиковые. Самки насекомых проникают в соцветия через их апикальное отверстие и откладывают яйца в завязи с коротким столбиком (для длинного столбика их яйцеклад слишком короток), становящиеся галлами, где личинки бластофаги завершают свое развитие. Для каждого вида инжира известен более или менее специфичный вид насекомых-партнеров. Самцы проделывают отверстие в соцветии, по которому за ними выходят наружу самки, но только после того, как посетят мужские цветки и соберут с них пыльцу. Пыльца переносится в специальных сумках: установлено, что когда самка проникает в новое соцветие, она вытряхивает из них пыльцу и помещает ее на рыльца длинностолбиковых завязей, в которых после опыления развиваются семена (фото 15).

Такая строго определенная последовательность событий должна была выработаться в условиях обоюдного давления естественного отбора, когда каждый этап эволюции соцветия инжира вызывал ответное изменение в поведении бластофаг (Wiebes, 1982). Насекомое стало не только опылителем, но и паразитом. Эволюция этой сложной экосистемы пошла еще дальше. С большинством видов инжира связано два разных вида перепончатокрылых, каждый из которых специализирован на определенном типе цветков внутри соцветия (кроме того, обычно существует два вида паразитических перепончатокрылых, специализирующихся на этих двух видах-опылителях). Часто наблюдаются представители этого же семейства насекомых, которые откладывают яйца в женские цветки инжира, но

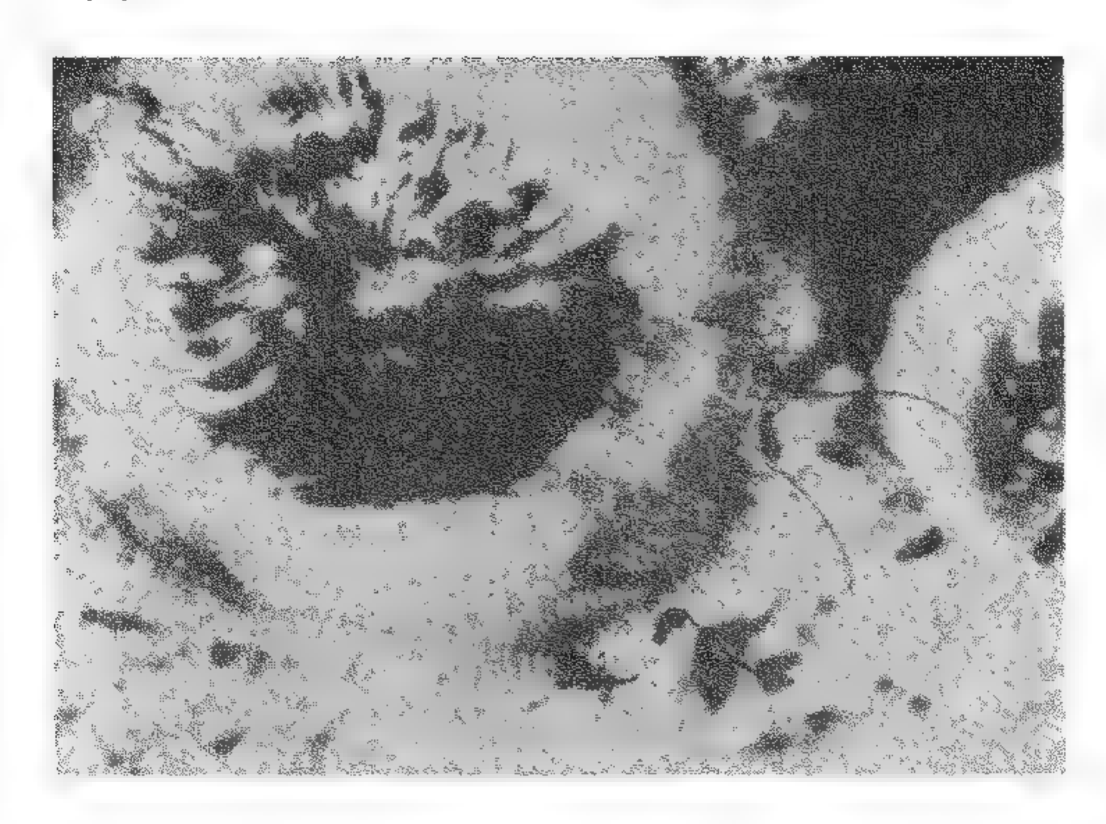


Фото 15. Осы бластофаги скапливаются на раскрытых соцветиях инжира и в них. Видны также паразитоиды (их можно узнать по длинным яйцекладам), которые поражают бластофага. (Фотография W. D. Hamilton.)

не играют никакой роли в процессе опыления. Их нельзя считать мутуалистами, скорее они напоминают кукушку, подкидывающую яйца в гнезда, «свитые» инжиром, но никак не расплачивающуюся за услуги.

Этот тип взаимодействий с участием галлообразователей, обычных или «гнездовых» паразитов неоднократно встречается у различных диких видов инжира. Такая ситуация является одним из классических примеров коэволюции и параллельной эволюции мутуализма и паразитизма. (Отметим, что культурный инжир размножается партеногенетически и для образования плодов не требует опыления. Таким образом, он не зависит от бластофаг).

13.5. Мутуализм с участием организмов, населяющих пищеварительный тракт

Пищеварительный тракт как аналог ферментера.

В большинстве обсуждавшихся до сих пор случаев мутуализм зависел от поведения участвующих во взаимодействии животных. Оно включало поиск партнера и обычно (но не всегда) пищевое вознаграждение. При таком мутуализме оба партнера являются эволюционно продвинутыми видами и каждый из них проводит значительную часть своей жизни самостоятельно. Во многих других случаях один из партнеров — одноклеточный

эукариот или прокариот, тесно связанный с жизнедеятельностью многоклеточного партнера и как бы являющийся его более или менее постоянной частью. Яркие примеры такого взаимодействия дает нам микробоценоз пищеварительного тракта.

У большинства животных этот тракт представляет собой микробный микрокосм. У многих растительноядных животных его микрофлора играет главную роль в переваривании целлюлозы и, возможно, также в синтезе витаминов. Здесь поддерживается более или менее постоянный приток субстратов в виде съеденной, пережеванной и частично гомогенизированной животными пищи.

В пищеварительном тракте регулируется pH субстрата, контролируется его аэрация и перемешивание (а у теплокровных — и температура). Отходы постоянно удаляются, благодаря чему предотвращается загрязнение. Такая система очень похожа на непрерывно действующий ферментер, используемый, например, в промышленном производстве пива, когда пивовар регулирует тот же самый набор условий среды.

13.5.1. Экосистема рубца

Флора и фауна рубца, разлагающие целлюлозу. — В рубце присутствует полностью сформированное сообщество.

Желудок жвачных животных (к ним относятся например, олени, крупный рогатый скот и антилопы) состоит из четырех отделов, и проглоченная пища сначала попадает в тот из них, который называется сеткой. Первое пережевывание приводит к измельчению пищи до частиц объемом 1—1000 мкл, причем отдельные из них могут достигать в длину 10 см. Из сетки в следующий отдел желудка, книжку, могут проходить только частицы объемом не более 5 мкл; более крупные животное отрыгивает и снова пережевывает (процесс непрерывного «жевания жвачки»). Рубец населен многочисленными бактериями (10^{10}—10^{11} в 1 мл) и простейшими (10^5—10^6 в 1 мл); pH среды в нем регулируется животным за счет выделения слюнными железами секрета, содержащего 100—140 мМ бикарбоната и 10—50 мМ фосфата. Таким образом, непрерывный приток субстратов и контроль условий его сбраживания микроорганизмами обеспечивается самим хозяином, а продукты микробной ферментации являются для него основным источником питания (рис. 13.4).

Бактериальное сообщество рубца почти полностью состоит из облигатных анаэробов — многие эти виды под воздействием кислорода мгновенно гибнут. Для них необходимы углеводы, а большинство нуждается также в уксусной, изомасляной, изовалериановой, 2-метилмасляной кислотах и аммиаке; многие из



Рис. 13.4. Микробное переваривание в рубце овцы. Данные получены при непрерывном питании люцерной. Для использования веществ и веществ, ежедневно образующихся в рубце, получена следующая эмпирическая формула:

$$\underset{\text{Разница между пищей и экскрементами}}{C_{20,03}H_{36,99}O_{17,40}N_{1,34}} + \underset{\text{Вода}}{5{,}6\,H_2O} \longrightarrow \underset{\text{Летучие жирные кислоты}}{C_{12}H_{24}O_{10,1}} + \underset{\text{Метан}}{0{,}83\,CH_4} + \underset{\text{Двуокись углерода}}{2{,}76\,CO_2} +$$

$$+ \underset{\text{Аммиак}}{0{,}50\,NH_3} + \underset{\text{Микробные клетки}}{C_{4,44}H_{8,88}O_{2,35}N_{0,78}}$$

(Из Hungate et al., 1971.)

этих веществ поставляются другими населяющими рубец бактериями. Флора рубца отнюдь не является смесью микробов-универсалов. У многих из них специализированный обмен веществ, ограничивающий их распространение только этой уникальной средой.

Основными компонентами пищи жвачных являются целлюлоза и другие растительные волокна, но сами животные лишены ферментов, способных разлагать этот материал. Поэтому целлюлолитическая активность микрофлоры рубца имеет для них важнейшее значение. *Bacteroides succinogenes* плотно прилипает к растительным волокнам и расщепляет целлюлозу; *Ruminococcus* переваривает целлюлозу, целлобиозу и ксилозу; другие виды, например *Clostridium locheadii*, могут разрушать не только целлюлозу, но и крахмал; некоторые узкие пищевые специалисты, в частности *Methanobacterium ruminantium*, в качестве ис-

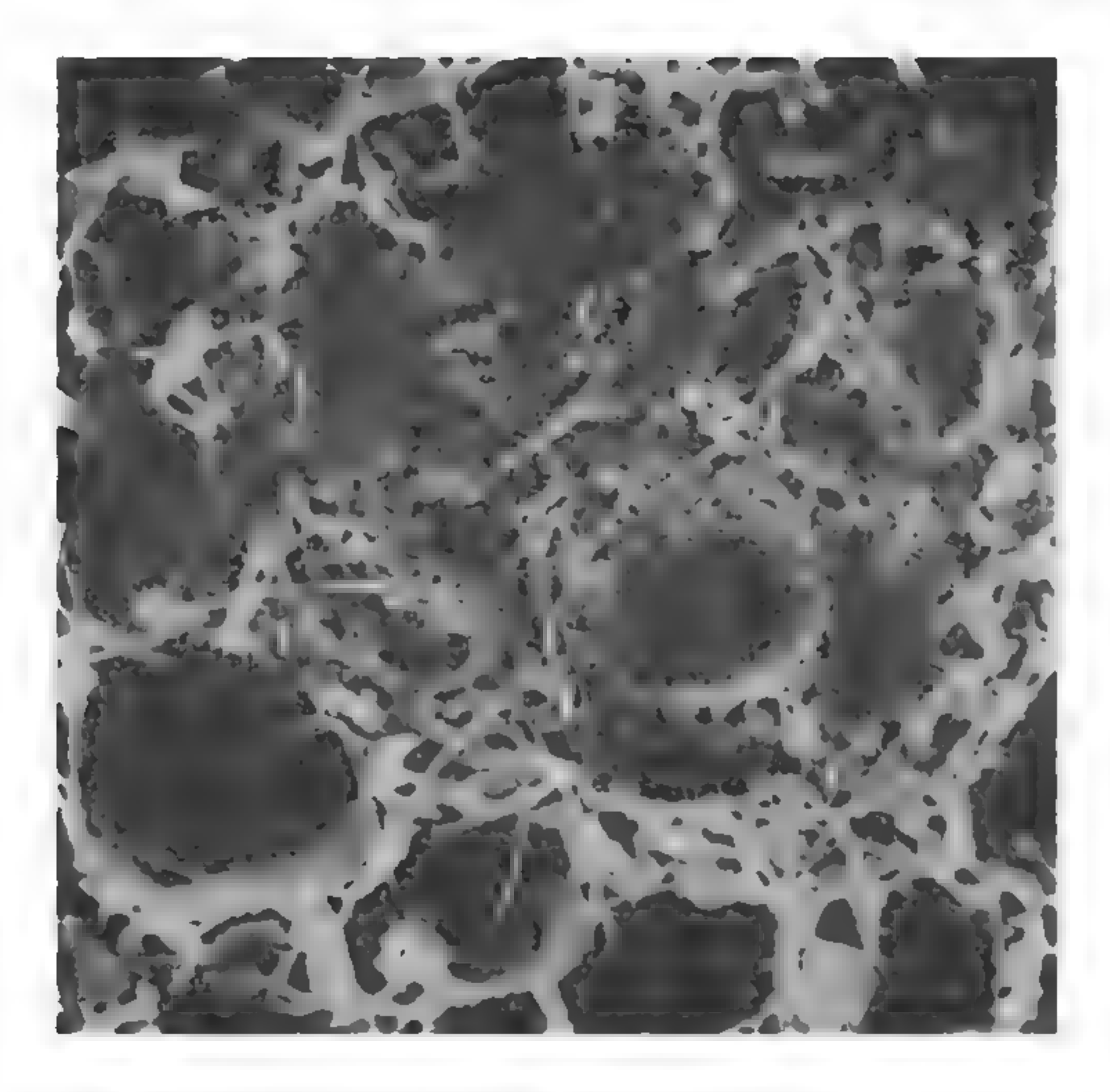


Фото 16. *Ruminococcus flavefaciens*, прикрепленные к клеточным стенкам плевела многолетнего (*Lolium perenne*). Фотография получена с помощью сканирующего электронного микроскопа. ×1000. (Фотография предоставлена B. E. Booker.)

точника энергии способны использовать лишь водород или формиат; для *Bacteroides amylophilus* субстратом служит только крахмал и его производные. В рубце эти виды занимают специализированные «метаболические ниши».

Фауна желудочных простейших также представляет собой сложное сочетание специализированных форм. Большинство из них — инфузории: равноресничные и энтодиниоморфы (последняя группа известна только из рубца; (фото 16). Свободноживущие простейшие рубца обитают в среде с постоянными условиями, где они, вероятно, интенсивно конкурируют с огромным числом сопутствующих микробов. По морфологическому разнообразию и сложности эти сообщества сравнимы с тропическими экосистемами, в которых высокие продуктивность и видовое разнообразие поддерживаются благоприятными условиями среды (Hungate, 1975).

Только очень немногие простейшие способны переваривать целлюлозу (и даже они это делают с помощью своих собствен-

ных симбионтов-бактерий). Многие простейшие поедают бактерий, и если первых удалить, численность вторых увеличится. С другой стороны, многие энтодиниоморфы — хищники, питающиеся другими простейшими. Таким образом конкуренция, хищничество, мутуализм и передача вещества по пищевым цепям, свойственные наземным и водным экосистемам, происходят и в микрокосме рубца. На самом деле, ситуация еще сложнее, поскольку его микрофлора у разных видов жвачных неодинакова. Кроме того, она может сильно измениться, если внезапно изменится состав пищи.

Микроорганизмы рубца постоянно размножаются и одновременно сокращают численность по мере того как его содержимое переходит в кишечник. Дальнейшее переваривание пищи, в том числе и некоторых микробов происходит в кишечнике за счет собственных ферментов жвачного. Основные продукты пищеварения в рубце — летучие жирные кислоты (уксусная, пропионовая, масляная), аммиак, двуокись углерода и метан. Жирные кислоты всасываются и служат жвачному основным источником углеродного питания. Особенно важна пропионовая кислота, единственная, которая может быть превращена этими животными в углеводы и незаменима для их обмена веществ, особенно в период лактации.

Мутуалистический характер связи жвачных с микрофлорой рубца очевиден: микробы получают постоянный источник пищи и довольно стабильные условия, а животное — доступные для переваривания вещества из корма, который не может быть переработан с помощью его собственных ферментов.

13.5.2. Экосистема пищеварительного тракта термитов

Расщепление целлюлозы в кишечнике термитов ведут в основном простейшие. — В кишечнике термитов фиксируется молекулярный азот.

Термиты — это колониальные общественные насекомые (отряд Isoptera). Предположительно более продвинутые из них — представители группы Macrotermitineae разводят грибы (см. выше). Термиты из «более отсталых» групп питаются непосредственно древесиной: целлюлоза, гемицеллюлоза и лигнин перевариваются в их пищеварительном тракте. Под воздействием собственных ферментов насекомых предварительное расщепление происходит в их передней и средней кишке, но основная масса пищи поступает в расширенную часть сегментированной слепой кишки, представляющую собой место для микробной ферментации (фото 17). Термиты поедают собственные экскременты и, таким образом, пищевой материал по меньшей мере дважды проходит через их кишечник, а микробы, размножив-

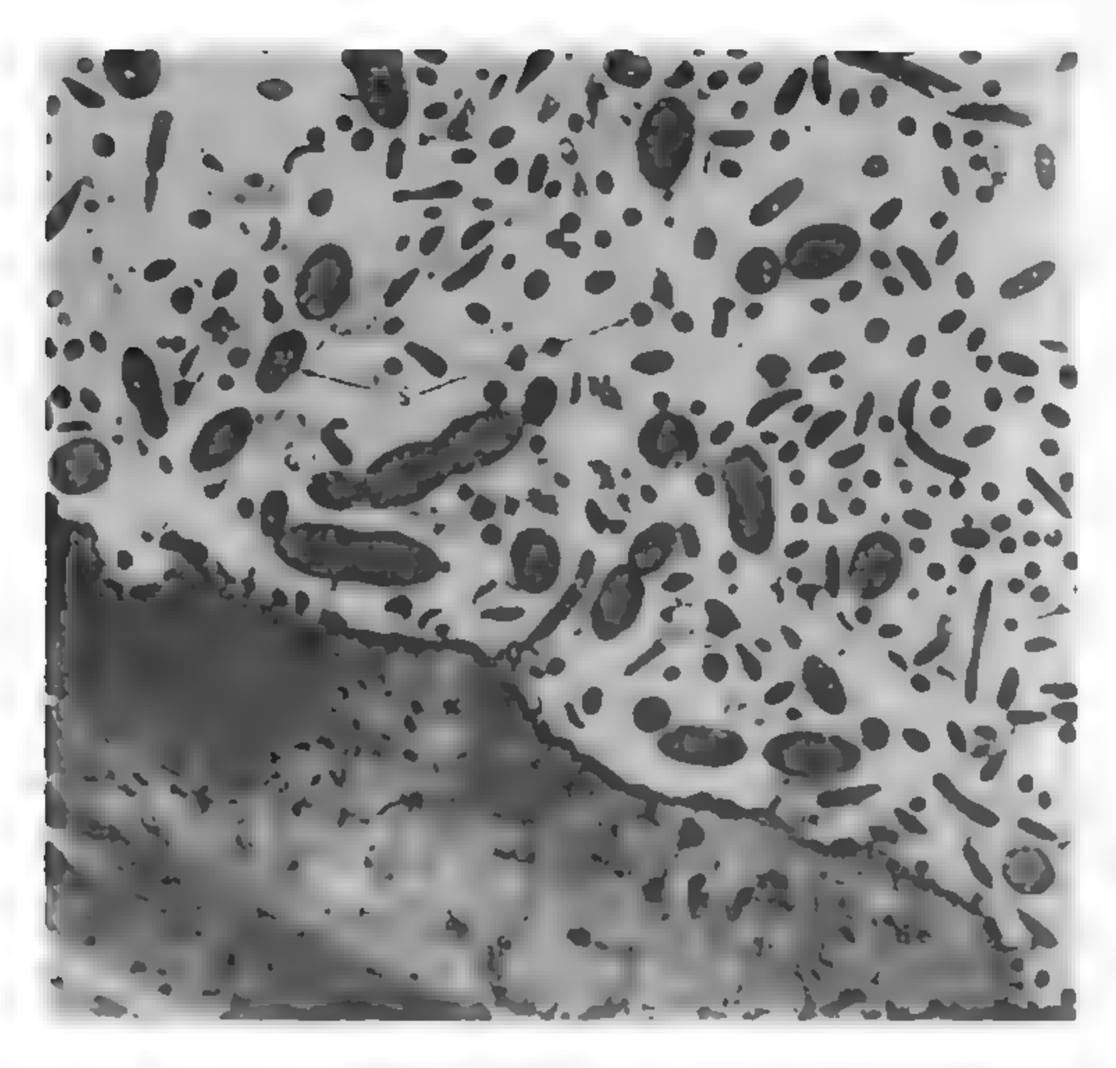


Фото 17. Электронная микрофотография среза зоба термита *Reticulitermes flavipes*. Основная часть флоры состоит из бактериальных агрегатов. Среди них различаются бактерии, образующие эндоспоры (E), спирохеты (S) и простейшие. (Из Breznak, 1975.)

шиеся при первом прохождении, во второй раз могут быть переварены сами. Основная группа организмов в кишечнике термитов — это простейшие, а именно анаэробные жгутиконосцы, например, *Trichomonas termopsidis* и представители уникальных родов, обнаруженных только у термитов и у нескольких питающихся древесиной видов тараканов (*Cryptocercus*). Имеются и бактерии, но именно простейшие обеспечивают разложение большей части целлюлозы. Частицы древесины поглощаются ими, и целлюлоза переваривается внутриклеточно с выделением углекислого газа и водорода. Основными продуктами расщепления (как и в рубце жвачных) являются летучие жирные кислоты, в первую очередь уксусная, которая всасывается в задней кишке. Без простейших термиты переваривать древесину не могут.

Бактерии играют менее заметную роль в кишечнике термитов, чем в рубце жвачных, но они, по-видимому, участвуют в двух особых случаях мутуализма.

1. Важными представителями бактериальной флоры являются спирохеты; они вместе с палочковидными формами концент-

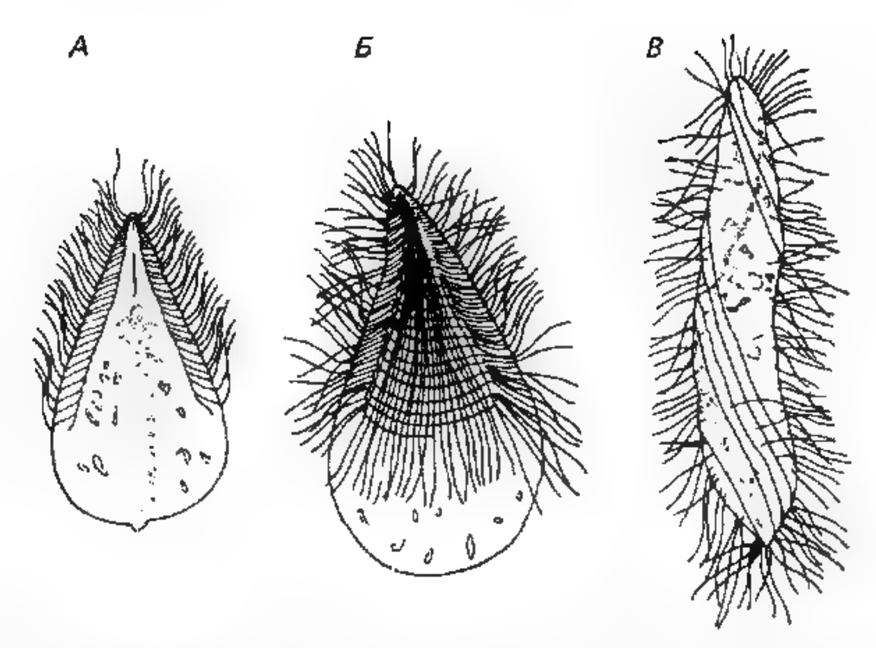


Рис. 13.5. Симбиотические простейшие из кишечного тракта термитов. Эти рисунки (из Cupp, Kirby) выполнены в то время, когда эти организмы считались инфузориями. Впоследствие установлено, что реснички являются спирохетами, живущими в мутуалистической связи с их хозяевами простейшими

рируются на поверхности жгутиконосцев. В кишечнике одного из термитов (*Mastoterma paradoxa*) обнаружены спирохеты, которые, двигаясь синхронно, фактически продвигали вперед простейшее. Они настолько хорошо заметны, что когда-то таких жгутиконосцев считали инфузориями (рис. 13.5). Это взаимодействие бактерий и простейших мутуалистическое — спирохеты получают от жгутиковых питательные вещества и одновременно придают им подвижность. Итак, в данном случае пара видов мутуалистически обитает в третьем виде.

2. Бактерии в кишечнике термитов способны фиксировать газообразный азот (N_2). Кливленд предполагал такую возможность еще в 1925 г., но не мог получить доказательств. Впоследствии Брезнак (Breznak, 1975) показал, что фиксация азота действительно происходит в кишечнике термитов и прекращается, если термита накормить антибактериальным препаратом. Когда в пище увеличивается содержание азота, скорость его фиксации также резко падает.

13.6. Симбионты, живущие в тканях или клетках животных

Существует множество тщательно выполненных исследований, в результате которых установлено существование симбионтов (главным образом, бактерий) внутри клеток животных (особенно насекомых). Например, огромные скопления бактерий неизменно присутствуют в жировых телах тараканов. Эти бактерии передаются через самку, скапливаясь сначала вокруг ооцитов, а затем проникая в цитоплазму яйца. Таким образом,

этот симбиоз наследственный, передающийся через материнский организм. Сходным образом, в специализированных образованиях тлей (мицетомах) присутствуют дрожжеподобные симбионты, которые передаются потомству через яйца. Культивировать таких симбионтов в большинстве случаев невозможно, и их обмен веществ не изучен. Однако, иногда удавалось убивать их антибиотиками, после чего у хозяина наблюдались симптомы нарушения ряда метаболических функций, которые, по-видимому, должны обеспечиваться симбионтом. Так, кровососущий клоп *Rhodnius prolixus* в их отсутствие страдает от недостатка витамина В, а у таракана-прусака (*Blattella germanica*) замедляется развитие, но при добавлении в пищу определенных полипептидов может быть восстановлена нормальная скорость роста. Предполагается, что эти вещества вырабатываются симбионтом, т. е. и эта взаимосвязь мутуалистическая.

13.7. Мутуализм высших растений и грибов — микориза

То, что у большинства высших растений называют корнями, на самом деле микориза («грибокорень») — тесный мутуализм грибов и корневой ткани, при котором грибы помогают хозяевам получать минеральное питание, а сами берут у растения часть необходимого им органического углерода (см. недавний обзор Harley, Smith, 1983). Лишь представители очень немногих семейств, например, крестоцветные, не образуют такой ассоциации. У большинства мхов, папоротников, плаунов, голосеменных и покрытосеменных обнаружены ткани, более или менее тесно переплетенные с мицелием грибов. Все доминанты основных типов растительности на Земле — лесные деревья, травы и кустарники — имеют хорошо выраженную микоризу. Ископаемые остатки древнейших наземных растений позволяют предполагать их тесную связь с грибами. У этих форм еще нет корневых волосков, а в некоторых случаях — даже корней, поэтому заселение суши могло зависеть от присутствия грибов-мутуалистов.

Существуют различные формы микоризы.

13.7.1. Эктомикориза

Эктомикоризные грибы нуждаются в растворимых углеводах.

Такая «покровная» микориза чаще всего встречается на корнях деревьев и образуется грибами из групп базидиомицетов или аскомицетов, многие из которых можно выращивать и в отсутствие хозяина. Заселенные ими корни обычно сконцентрированы в верхнем слое почвы, мицелий разрастается в подстилке и образует крупные выступающие над поверхностью плодовые

тела, рассеивающие огромное количество переносимых ветром спор. Гриб покрывает корень своей «тканью» и обычно вызывает в нем морфогенетические изменения. Заселенные корни прекращают апикальный рост, остаются укороченными и часто дихотомически ветвятся, тогда как мицелий разрастается между клетками их коры, обеспечивая тесный контакт гриба и хозяина (фото 18). Корни, проникающие глубже в почву, в слои, менее богатые органическим веществом, остаются незаселенными и продолжают нормально апикально удлиняться.

Грибам, обволакивающим корни растения-хозяина, в качестве источника углерода необходимы растворимые углеводы, и в этом отношении они отличаются от большинства своих свободноживущих, т. е. несимбиотических родичей, расщепляющих целлюлозу. Микоризные грибы по крайней мере часть своих потребностей в углероде удовлетворяют за счет хозяев. Мицелий всасывает из почвы минеральные биогены, и в настоящее время нет сомнений в том, что он активно снабжает ими растение-хозяина. В исследованиях с использованием радиоактивных меток обнаружено, что фосфор, азот и кальций по гифам грибов могут попадать в корни, а затем в побеги. Удивительно, что микориза, по-видимому, не менее эффективно действует и без гиф, отходящих от окутывающей корень «оболочки» из мицелия. Следовательно, сама эта «оболочка» должна обладать хорошо развитыми способностями поглощать питательные вещества и передавать их растению.

13.7.2. Везикулярно-арбускулярная микориза

Гриб переносит фосфаты.

Такая разновидность мутуализма (ВА-микориза) обнаружена у чрезвычайно широкого круга растений. Грибы не образуют чехла на их корнях, а проникают внутрь клеток хозяина, не вызывая при этом морфогенетических изменений. По этим признакам ВА-микориза резко отличается от эктомикоризы. Более того, грибы, образующие ВА-микоризу, принадлежат, по-видимому, всего к одному роду, *Endogone* (или *Glomus*); их до сих пор не удается вырастить без хозяина. Они образуют очень крупные споры, но в отличие от эктомикоризных форм — в очень небольшом количестве.

Корни заселяются от находящегося в почве мицелия или от зародышевых трубок, развивающихся из крупных спор (фото 19). Сначала гриб растет между клетками хозяина, а затем проникает в них, образуя там сильно разветвленное «деревце»[1].

---

[1] По-латыни «arbuscula». Иногда внутриклеточные грибные образования имеют вид пузырьков, по-латыни «vesicula», откуда и название ВА-микоризы. — *Прим. ред.*

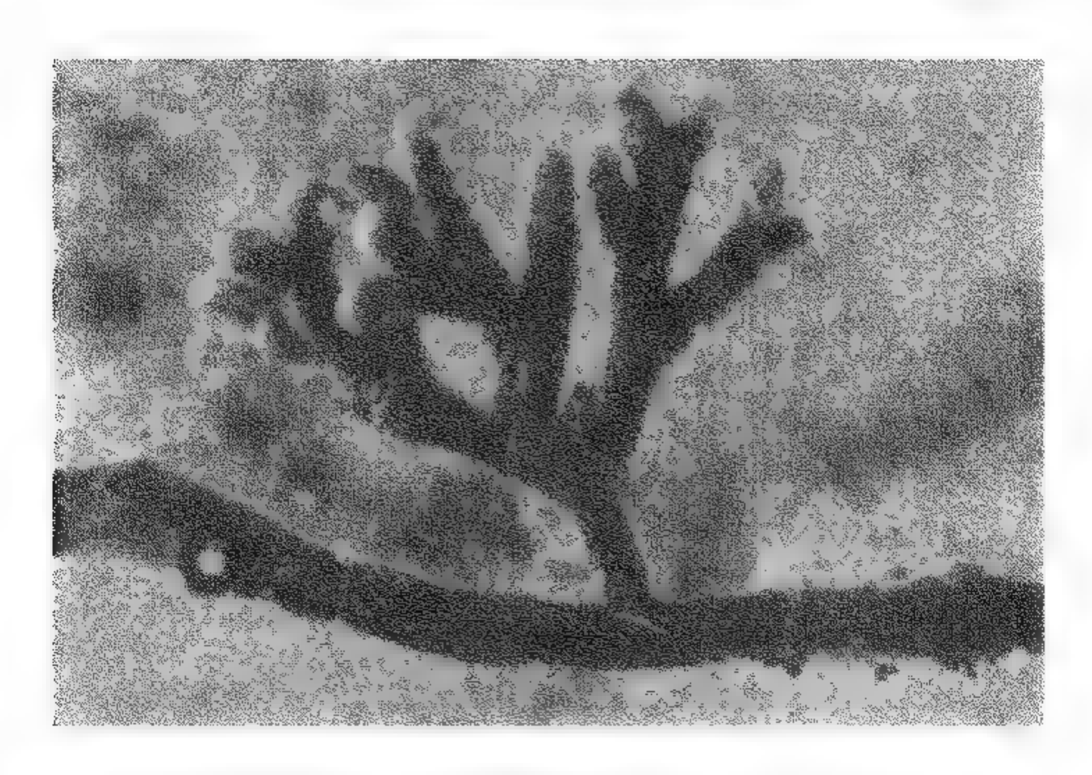


Фото 18. Микориза на корнях сосны (*Pinus sylvestris*). Утолщенное, сильно разветвленное образование представляет собой измененные корешки, заключенные в толстую оболочку из тканей гриба. (С разрешения Judith Whiting. Фотография S. Barber.)

Основная польза для хозяина от ВА-микоризы состоит, по-видимому, в том, что грибной мицелий может поглощать из почвы фосфаты с большей площади, чем незаселенные им корни и корневые волоски. Эксперименты с применением ^{32}P показали, что гриб способен транспортировать фосфаты на расстояние 1—2,7 см. Если почва бедна ими, образование ВА-микоризы повышает скорость роста растения-хозяина и содержание в нем фосфора (рис. 13.6).

Хозяин, конечно, до некоторой степени обеспечивает гриб углеродом (усвоенный растением ^{14}C через 24 ч можно обнаружить в гифах). Сколь существенны для него эти траты, измерить трудно. У лука объем микоризных грибов составляет лишь 1—2% общего объема корней. Существуют, однако, интригующие данные о том, что наличие ВА-микоризы снижает скорость роста хозяина, если фосфаты легко доступны; это позволяет предположить, что гриб предъявляет к растению немалые требования. Вполне возможно, что взаимодействие, наблюдаемое в случае ВА-микоризы, является паразитированием гриба на корнях, при котором его вирулентность в значительной степени подавлена. Перенос фосфатов к хозяину в условиях их недостатка может быть простым следствием расположения гриба между тканями хозяина и почвой, а не специальным приспособлением, возникшим в результате коэволюции.

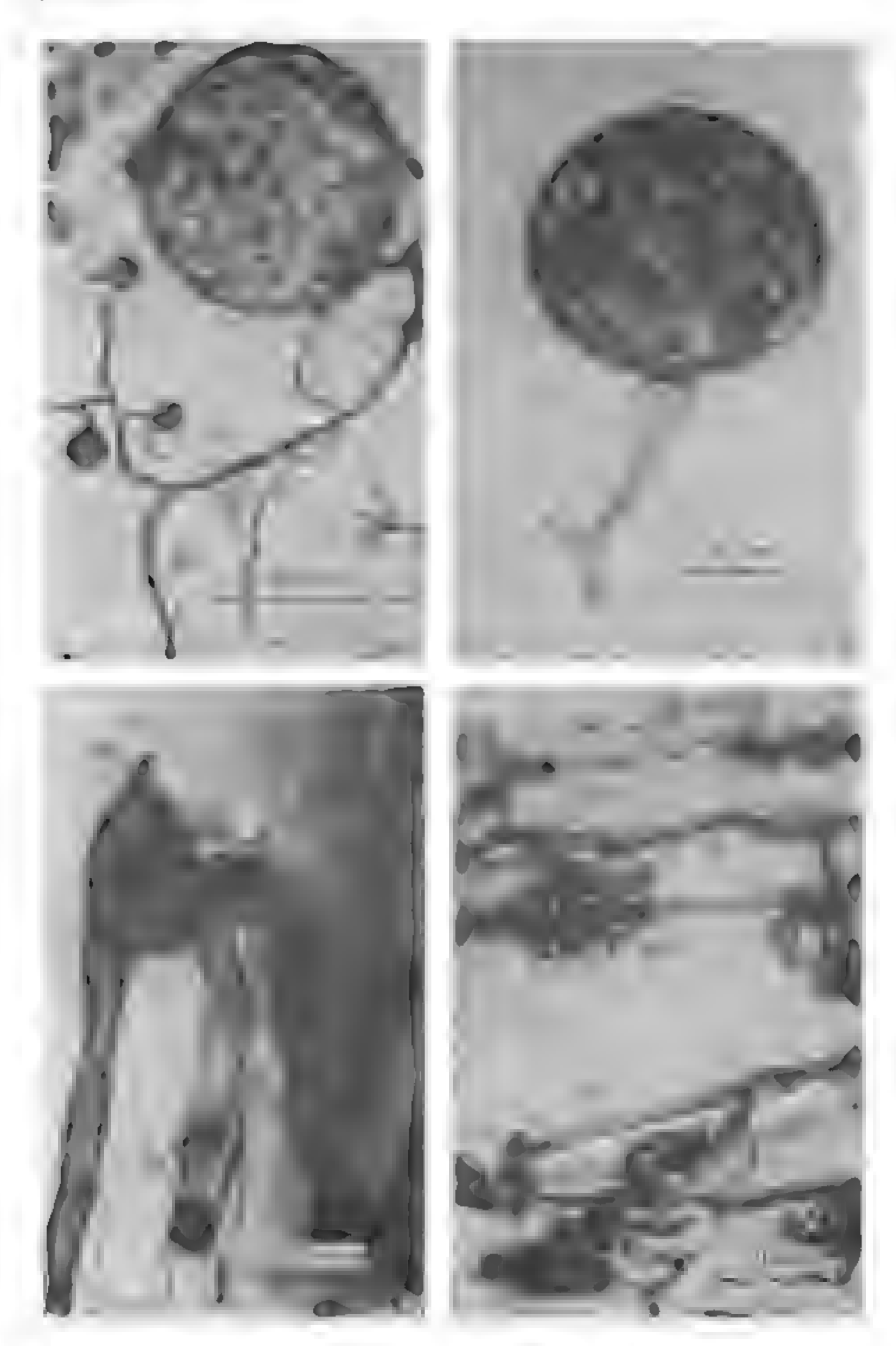


Фото 19. Везикулярно-арбускулярная микориза. *А*. Спора желтого вакуолизированного эндофита *Glomus mosseae*. Эндофиты никогда не удавалось успешно культивировать и полностью их жизненный цикл неизвестен. Различные формы, описанные как виды, выделены на основе различий в морфологии спор. *Б*. Спора сетчатого луковицеобразного типа у эндофита *Gigaspora calospora*. *В*. Место проникновения грибной нити в ткань хозяина. *Г*. Расплющенный кусочек корня лука, на котором видны нити гриба с разветвлениями (arb). (Из Tinker, 1975.)

13.7.3. Другие виды микоризы

Кроме уже рассмотренных случаев микоризы, существуют и другие специализированные формы связи грибов с корнями

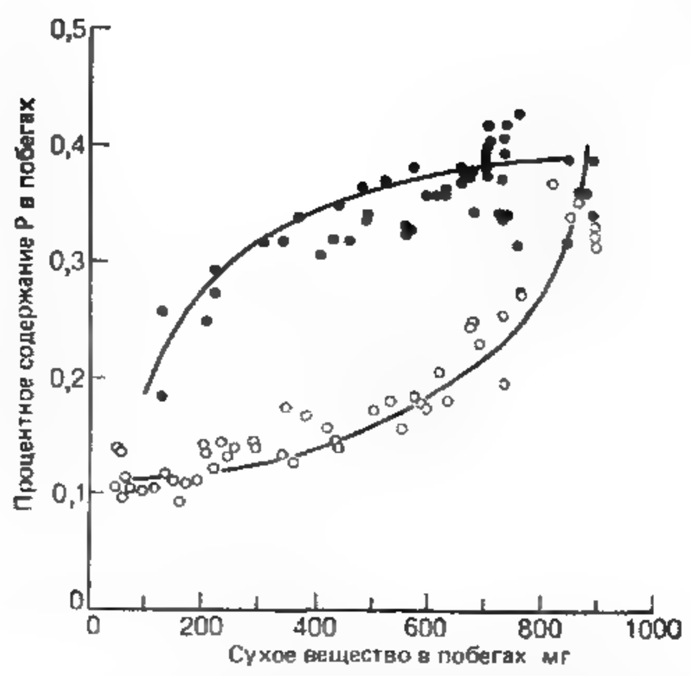


Рис. 13.6. Связь между концентрацией фосфатов в побегах лука-порея и сухой массой побегов у растений без микоризы (белые кружки) и растений, зараженных эндофитом *Glomus mosseae* (черные кружки). (Из Stribley 1980.)

растения-хозяина. Например, характерная микориза имеется у вересковых (Ericaceae); в этом случае ряд данных говорит о том, что грибы могут снабжать растение азотом. Специфическую связь с грибами образуют орхидеи, но механизм их взаимодействия до сих пор остается неясным. Микоризные грибы, очевидно, участвуют в прорастании семян и применяются в ходе разведения орхидей, обеспечивая хорошее приживание их проростков. Семена этих растений представляют собой по сути дела мельчайшие комочки сухих клеток, практически лишенные запасов питательных веществ. Весьма вероятно, что микориза дает возможность снабжать развивающийся зародыш соединениями углерода и другими веществами. Что происходит с ней дальше — до сих пор остается загадкой, хотя некоторые авторы описывали процесс, напоминающий переваривание гриба хозяином.

У некоторых орхидей (например, *Neottia*) и представителей других семейств (например, *Monotropa* из вересковых) полностью отсутствует хлорофилл. У них сильно развита микориза, действующая как связующее звено, через которое вещества передаются от корней второго, фотосинтезирующего растения-хозяина. Мутуалистический характер таких отношений не доказан. Действительно, можно было бы говорить и о паразитировании на грибах (Lewis, 1974). В жизненном цикле некоторых папоротников и плаунов стадия гаметофита также лишена хлорофилла. Она растет под землей и связана сильно развитой микоризой. В этом случае также возможно, что гаметофиты паразитируют на грибах.

13.8. Мутуализм водорослей и животных

Регуляторные процессы должны обеспечивать гармоничный рост эндосимбионта и его хозяина. — Мутуализм с участием динофлагеллат. — Экспериментальное доказательство мутуализма водоросли и животного. — «Цветение» инфузорий с водорослями-мутуалистами. — «Кража» хлоропластов.

Водоросли обнаружены в тканях многих животных, особенно кишечнополостных.

Наиболее подробное изучение мутуализма животного и водорослей было проведено на гидре *Hydra viridis*, легко разводимой в лаборатории. У этого животного в пищеварительных клетках эндодермы в большом количестве ($1{,}5 \times 10^5$ на особь гидры) содержатся водоросли из рода *Chlorella*. Гидру можно вырастить и без симбионтов (тогда она называется апосимбиотической), но эндосимбионт (водоросль) культивировать отдельно не удается. Когда в пищеварительную полость апосимбионта вводится суспензия клеток водорослей, некоторые из них поедаются, но в этом участвует процесс распознавания. Свободноживущие *Chlorella* воспринимаются как пищевые частицы и только их сородичи, выделенные из клеток гидры, задерживаются в ее теле. Они по одной окружаются вакуолями и перемещаются в специальные участки у основания пищеварительных клеток, где размножаются. При таком внутриклеточном мутуализме должны существовать регуляторные механизмы, согласующие рост эндосимбионта и хозяина (Douglas, Smith, 1983). Если бы этого не происходило, симбионты в результате чрезмерного размножения погубили бы хозяина или делились бы слишком медленно, снижая уровень заселения в ходе последующего размножения гидры.

По-видимому, такого рода регуляция происходит во всех случаях мутуализма, поддерживая равновесие между партнерами. Даже если гидру держать в темноте и ежедневно кормить органической пищей, популяция водорослей сохраняется в ее клетках по меньшей мере полгода и в течение двухдневного пребывания на свету возвращается в нормальное состояние (Muscatine, Poole, 1979). Нет сомнения в том, что на свету гидра получает от водорослей углеродсодержащие продукты фотосинтеза, а также 50—100% необходимого кислорода. Однако она может использовать и органическое вещество, поступающее извне. Двойное питание гидры-мутуалиста дает ей замечательную возможность быть как автотрофом, так и гетеротрофом.

В морской среде из водорослей, образующих мутуалистические связи с беспозвоночными, наиболее распространенными являются динофлагеллаты (семейство Dinophyceae). У них очень характерные морфология и физиология; большинство — пище-

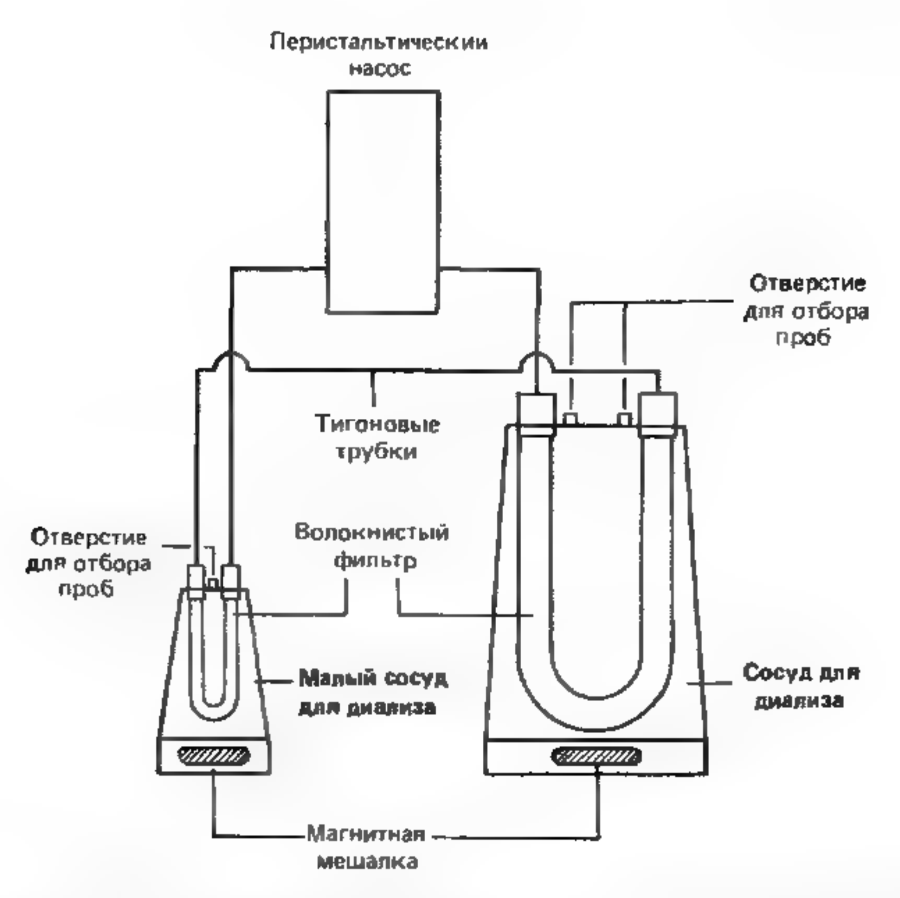


Рис. 13.7. Приспособление, использованное для изучения взаимодействия между мутуалистами, в котором партнеры находятся в отдельных камерах, связанных через циркулирующую жидкость. Перемешивание популяций предотвращается с помощью пучков волокон и диализных мембран. (Из Taylor, 1975.)

вые оппортунисты, способные как к фотосинтезу, так и к использованию органического вещества. Их наиболее важная экологическая роль проявляется в мутуализме с кораллами. Водоросли не только обеспечивают своих хозяев продуктами фотосинтеза, но и в качестве его побочного эффекта вызывают осаждение карбоната кальция, что дает возможность строить скелет полипа — иначе бы коралловые рифы не существовали!

Некоторых из динофлагеллат можно культивировать изолированно от хозяев. Тейлору (Taylor, 1975) удалось построить замечательные модельные экосистемы, в которых эндосимбионты и их хозяева связаны в циркулирующей освещенной культуре, оставаясь физически разобщенными с помощью диализных мембран или волокнистых фильтров (рис. 13.7). В таких культурах скорость роста водорослей при подключении к «хозяину» возрастает (почти в два раза). Заметим, что продукты обмена их самих и организма-хозяина здесь разбавлены культуральной средой; при реальном симбиозе взаимный обмен веществом будет гораздо эффективнее. Действительно, существуют данные о том, что перенос продуктов фотосинтеза от водорослей к хозяину значительно увеличивается при контакте с ним. Совершенно неясно, как это осуществляется на самом деле, но, по-ви-

димому, во многих мутуалистических системах хозяин способен ускорять выделение (а, возможно, и образование) метаболитов у своего эндосимбионта.

К настоящему времени накоплено много свидетельств тесной связи между водорослями и простейшими в планктоне тропических морей. В некоторых случаях симбиоз внутриклеточный, и водоросль прочно интегрирована с морфологическими структурами хозяина. Например, инфузория *Mesodinum rubrum* содержит хлоропласты, являющиеся, по-видимому, симбиотическими водорослями. Мутуалистическая консорция животных и водорослей образует в водах апвеллинга популяции с высокой плотностью (так называемое «цветение»), эффективно связывающие двуокись углерода и поглощающие минеральные биогены. В таких популяциях зарегистрирована необычайно высокая скорость образования органического вещества — свыше 2 г С/м^3·ч, что, по-видимому, является самым высоким уровнем первичной продукции у одноклеточных. Широко распространены и другие, менее интегрированные их ассоциации, в частности, радиолярии с клетками водорослей внутри своих лучами расходящихся псевдоподий и простейшие с клетками водорослей (часто динофлагеллат, но также сине-зеленых и диатомей) на поверхности (рис. 13.8).

Очень необычные отношения обнаружены между водорослями и некоторыми беспозвоночными — что-то среднее между мутуализмом, паразитизмом и хищничеством. В совершенно разных группах этих животных возникла система поедания и переваривания водорослей, с сохранением их способных к фотосинтезу хлоропластов в тканях консумента. Фотосинтетическая активность как бы «воруется» у водорослей. Терять таким образом свои хлоропласты могут представители порядка Siphonales, а пользуется ими преимущественно одна группа брюхоногих моллюсков (фото 20 и 21). Внутри животного хлоропласты иногда остаются активными более двух месяцев; при этом они защищены от переваривания хозяином до тех пор пока не потеряют способность к фотосинтезу. Внутри клеток хозяина они связывают углерод и выделяют кислород, а хозяин использует эти продукты.

13.9. Мутуализм гриба и водоросли — лишайники

Лишайники, по-видимому, возникали в ходе эволюции неоднократно. — Лишайниковый мутуализм дает «новый вид». — Медленный рост лишайников. — Лишайники как чувствительные индикаторы загрязнения среды.

Некоторые грибы перешли от обычного для них образа жизни к мутуалистической ассоциации с водорослями. Внутри спле-

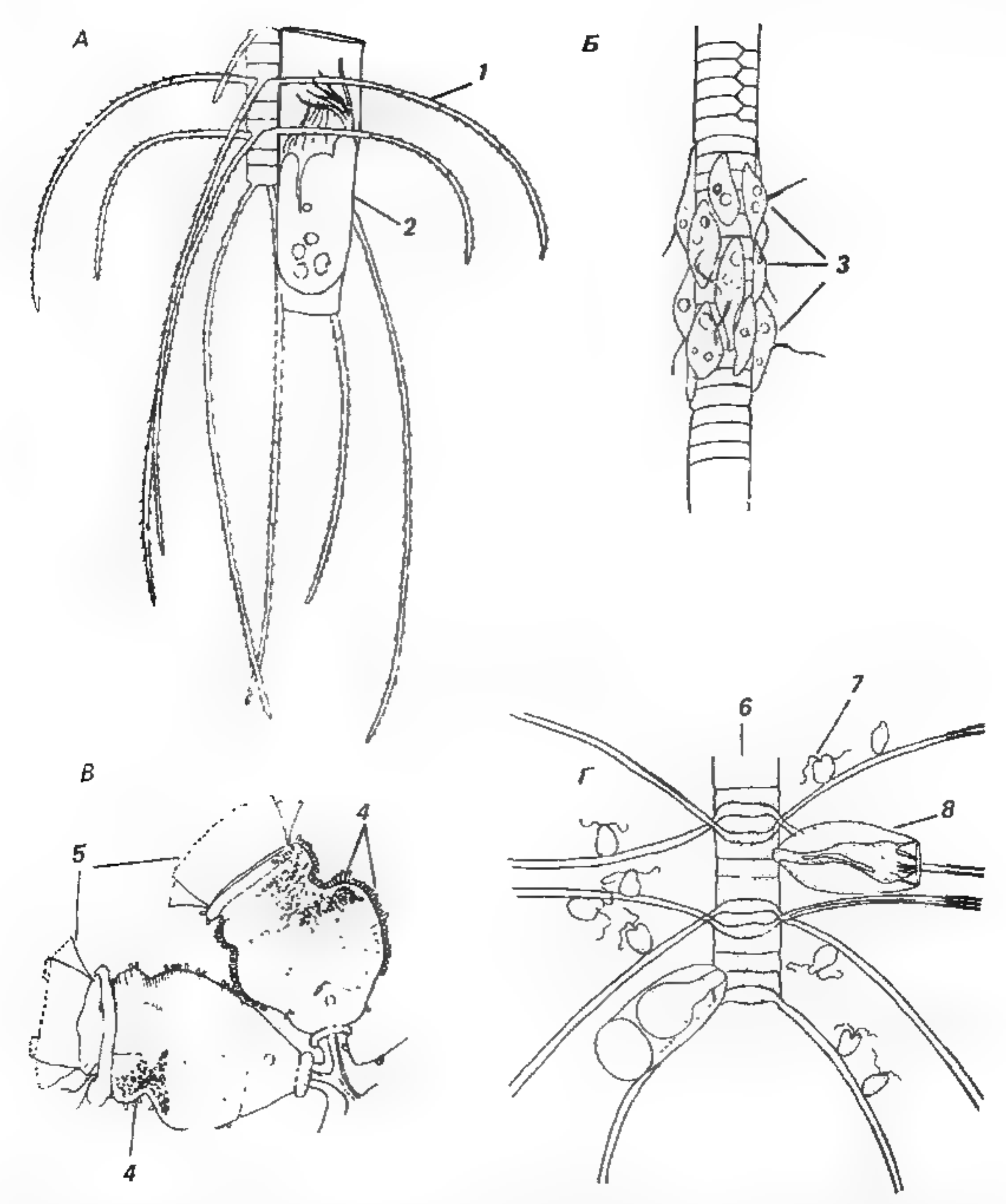


Рис. 13.8. Симбиотические ассоциации (предположительно мутуализм) в тропическом морском микропланктоне. *А*. Нитевидная колония диатомовых водорослей *Chaetoceros tetrastichon* (*1*), прикрепленных к инфузории *Eutintinnus pinguis* (*2*). *Б*. Скопление *Solenicola setigera* (*3*) на диатомовой водоросли *Leptocylindricus mediterraneus*. *В*. Эпифитные цианобактерии (*4*) на двух зооидах *Zoothamnium pelagicum* (*5*). *Г*. Цепочка клеток диатомовой водоросли *Chaetoceros lorenzianum* (*6*), зараженных жгутиконосцами *Ruttnera pringsheimii* (*7*) и инфузориями *Vaginicola* sp. (*8*). (Из Taylor, 1982 и др. работ.)

тения гиф этих «лишайниковых» видов, вблизи его поверхности находится тонкий слой клеток водорослей (рис. 13.9). По весу они составляют только 3—10% таллома. Из приблизительно 70 000 известных видов грибов примерно 25% входит в состав лишайников. Такие грибы принадлежат к различным таксономическим группам, а водоросли, которые удалось идентифици-

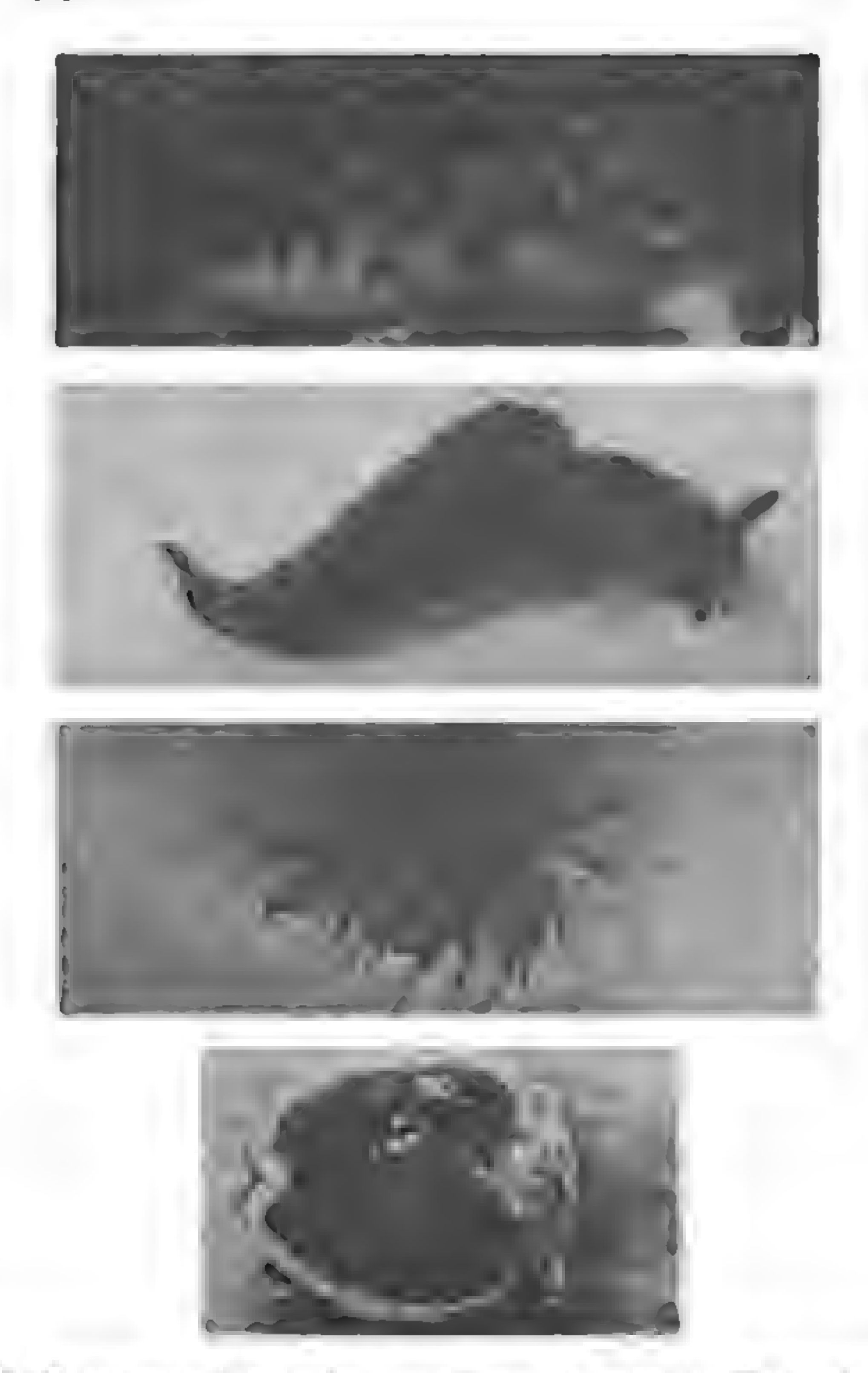


Фото 20. Подводные фотографии моллюсков, у которых было обнаружено использование продуктов фотосинтеза от хлоропластов съеденных водорослей. *А. Tridachia crispata. Б. Elysia viridis. В. Placida dendritica. Г. Plakobranchus ianthobapsus.* (Из Trench, 1975.)

ризнать среди гиф, относятся к 27 родам. По-видимому, лишайники возникали в ходе эволюции много раз. Грибы, не вошедшие в их состав (не «лихенизированные» — от латинского «lichen» — лишайник), занимают ограниченный диапазон местообитания, являясь либо паразитами растений или животных, либо редуцентами мертвого органического вещества. Лихени-

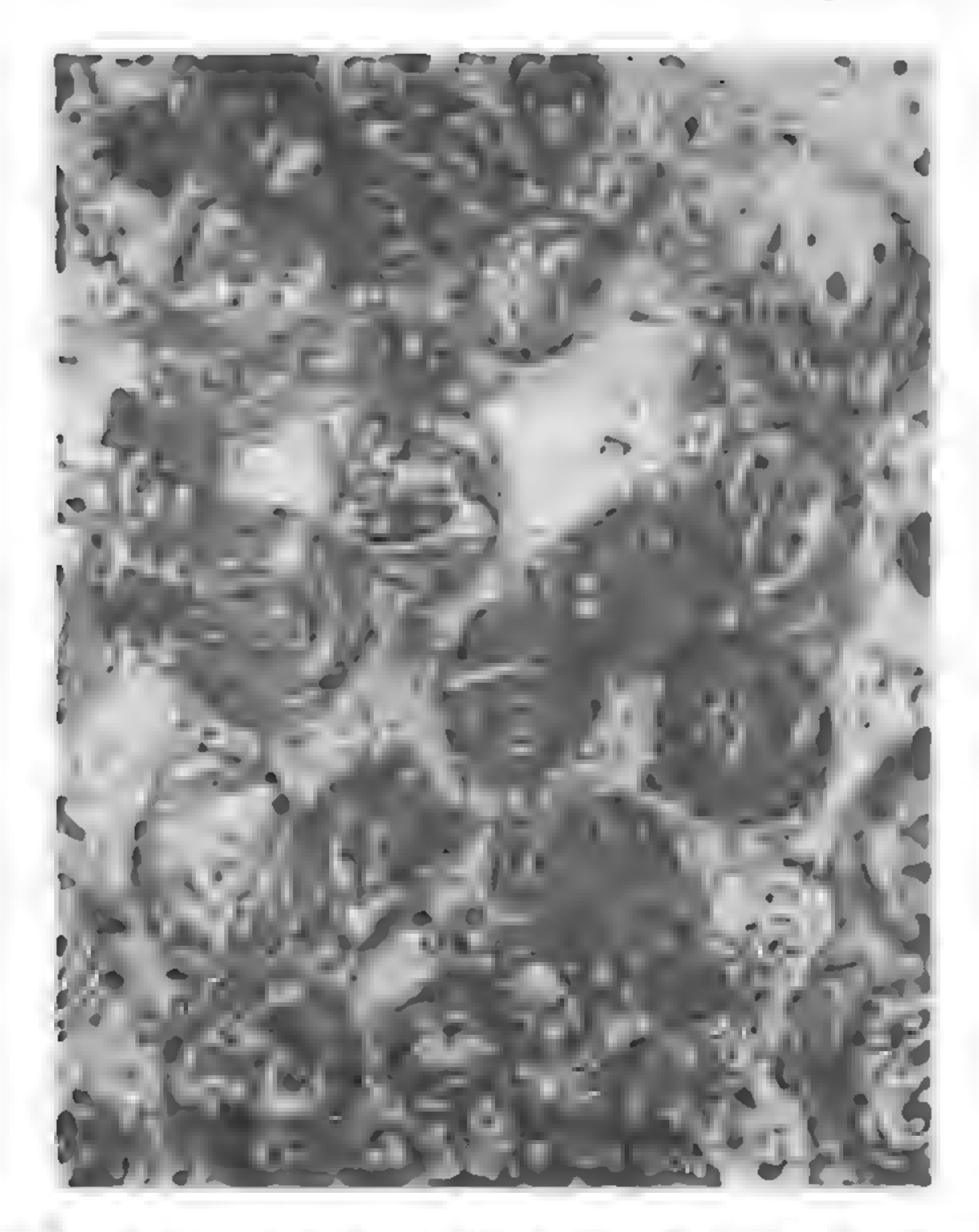


Фото 21. Электронная микрофотография, на которой видны хлоропласты водоросли *Codium fragile* в клетке брюхоногого моллюска *Elysia atroviridis*. (Из Trench, 1975.)

зация необычайно расширяет экологические возможности видов как в отношении заселяемого субстрата (поверхность камней, стволы деревьев), так и оказывающихся непригодными для многих других форм жизни климатических условий (пустыни, Арктика, Антарктика, альпийский пояс).

Симбиотические водоросли дают лишайникам продукты фотосинтеза, а если сами и получают какую-то пользу, то четко это не установлено. То, что отдельные клетки водорослей обычно находят на поверхности лишайника, позволяет предполагать, что они могут выжить и без защиты грибного таллома. Возможно, они «ловятся» грибом и используются без какого-либо «вознаграждения». Однако некоторые из водорослей (например, рода *Trebouxia*) в свободноживущем состоянии неизвестны и это наводит на мысль о том, что существование в грибном талломе дает им что-то важное для их жизнедеятельности.

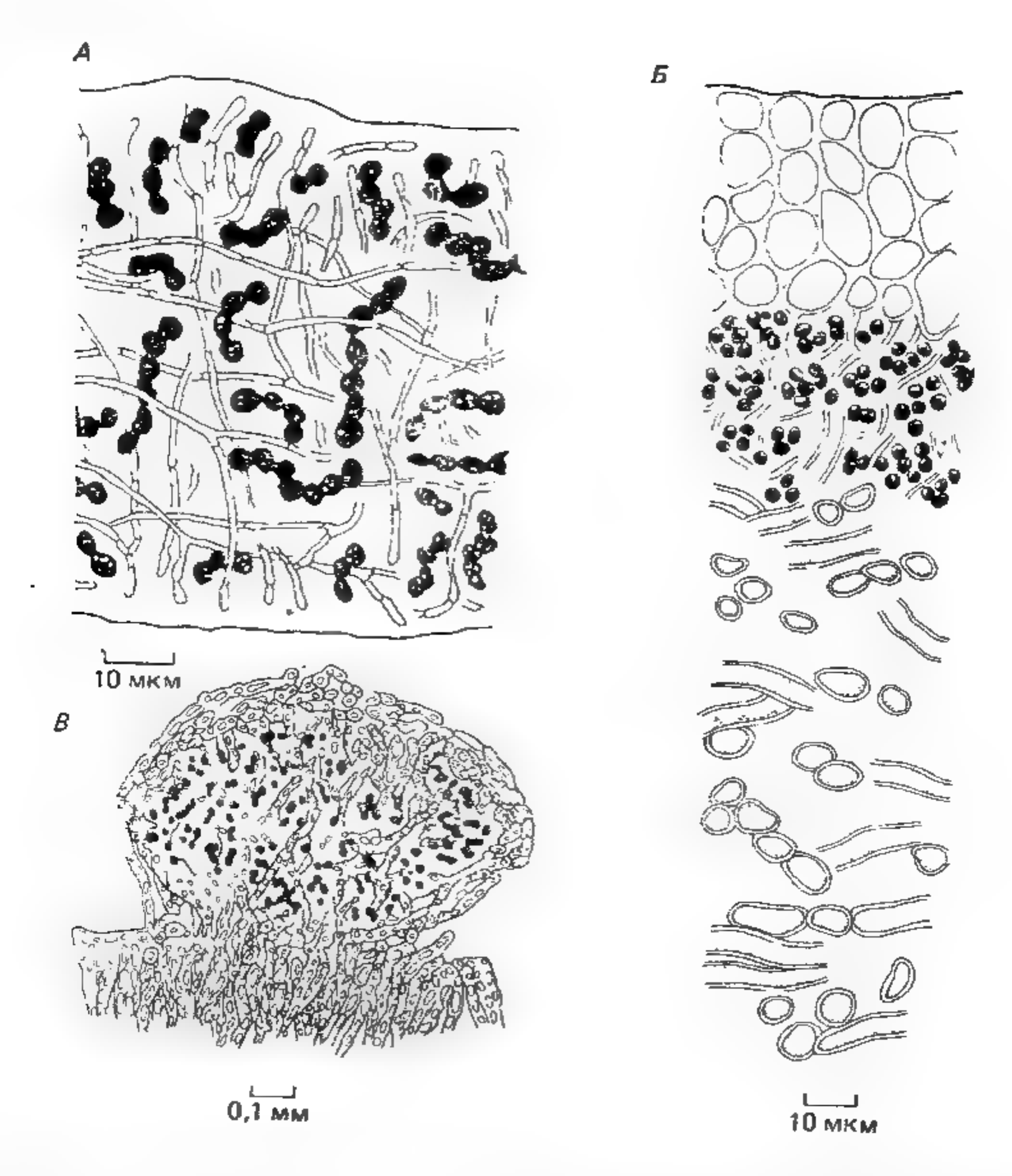


Рис. 13.9. Строение некоторых лишайников. *А*. Простой двухкомпонентный лишайник, например *Collema*, в котором клетки водоросли рассредоточены в теле гриба. *Б*. Более упорядоченная структура, в которой водоросли сосредоточены в центральном слое. *В*. Срез через специализированное образование (цефалоподиум), которое служит для расселения и содержит клетки сине-зеленых водорослей.

Наиболее замечательной чертой лихенизированного гриба является то, что в присутствии водорослей характер его роста глубоко изменяется. При изолированном культивировании они растут медленно, компактными колониями, сильно напоминающими родственные свободноживущие формы, а в присутствии симбиотической водоросли приобретают строение, характерное для данного конкретного сочетания видов.

Водоросли вызывают у гриба столь четкие морфологические реакции, что и сами лишайники можно считать самостоятельными видами. Разные водоросли вызывают у одного и того же гриба формирование совершенно различных морфологических признаков.

Все лишайники растут медленно; те из них, которые селятся на поверхности камней, редко распространяются по ней быстрее, чем на 1—5 мм в год. Они очень эффективно накапливают минеральные катионы, по-видимому, извлекаемые из воды, падающей на них в виде дождя, стекающей по субстрату и капающей с ветвей деревьев. Эта способность делает лишайники особенно восприимчивыми к загрязнению среды тяжелыми металлами и фторидами, т. е. одними из наиболее чувствительных его индикаторов. По наличию или отсутствию лишайников, например на могильных плитах, можно вполне определенно судить о «качестве» среды.

Среди лихенизированных грибов 90% связаны с зелеными водорослями, способными фиксировать атмосферный азот, а остальные 10% — с сине-зелеными водорослями из родов *Nostoc, Scytonema, Stigonema, Dichothrix* и *Calothrix,* усваивающими азот из атмосферы. Удивительно, что эти лишайники не характерны для местообитаний с недостатком азота, хотя водоросли в составе их таллома, безусловно, его фиксируют и высвобождают в значительном количестве.

13.10. Мутуалистическая фиксация азота

Фиксация азота — важнейший экологический процесс, поскольку этот биогенный элемент в доступной форме часто является лимитирующим фактором.

Отсутствие у большинства растений и животных способности усваивать атмосферный, или молекулярный, азот (N_2) — одна из загадок эволюции. Его может связывать (фиксировать) только небольшая группа прокариот: некоторые бактерии, актиномицеты и сине-зеленые водоросли. Многие из них тесно мутуалистически связаны с организмами из систематически совершенно различных групп эукариот. По-видимому, такой симбиоз возникал в ходе эволюции независимо и неоднократно. Его экологическое значение огромно, потому что во многих биотопах азот является важнейшим лимитирующим фактором. Подробный обзор экологии азотфиксирующих систем дали Гибсон и Джордан (Gibson, Jordan, 1983). Прокариоты, участвующие в таком не обязательно мутуалистическом симбиозе, относятся к следующим таксономическим группам:

1) Azotobacteriaceae: способны связывать азот аэробно; обычно находятся на поверхности листьев и корней; примеры — *Azotobacter, Azotococcus*;

2) Rhizobiaceae: фиксируют азот в корневых клубеньках бобовых растений (а в лабораторной культуре и в отсутствие растения-хозяина);

3) Bacillaceae, например *Clostridium* spp. в экскрементах жвачных животных и *Desulfotomaculum* sp. в рубце;

4) Enterobacteriaceae: встречаются почти исключительно в кишечной флоре, иногда также на поверхности листьев и на корневых клубеньках;

5) Spirillaceae, например *Spirillum lipiferum*, — облигатные аэробы, живущие на корнях травянистых растений;

6) Actinomycetes: род *Frankia*, фиксирующий азот в клубеньках ряда растений, не относящихся к бобовым, в частности ольхи (*Alnus*) и восковника (*Myrica*).

Из всех этих примеров симбиоз клубеньковых бактерий с бобовыми изучен наиболее тщательно, поскольку эти растения имеют для человека огромное значение.

13.10.1. Мутуализм *Rhizobium* и бобовых растений

Энергетические затраты на фиксацию N_2. — Экологическое значение мутуалистической азотфиксации. — Мутуалистическая азотфиксация может быть «самоубийственной».

Установление связи между *Rhizobium* и бобовым растением происходит за несколько этапов взаимодействий. В свободном состоянии бактерии живут в почве (рис. 13.10) и размножаются, если к ним приближаются корневые волоски растения-хозяина — от последнего, по-видимому, поступают некие сигналы или питательные вещества. Колония развивается на корневом волоске, тот начинает закручиваться, формируя окружающую размножающиеся бактерии стенку и инфицирующую нить — продукт как растения, так и бактерий. Эта нить может расти в коре корня от одной клетки к другой, которые *при ее приближении* начинают делиться, образуя клубенек. По мере заселения клеток бактерии меняют свою форму и превращаются в неделящиеся вздутые бактероиды. У растения-хозяина развивается специальная проводящая система, по которой к тканям клубеньков доставляются продукты фотосинтеза, а по другим частям растения разносится фиксированный азот, в основном в виде аспарагина (рис. 13.11). Образуется специальное соединение, леггемоглобин, придающее активно функционирующему клубеньку розовый цвет. Гем для этой молекулы, по-видимому, синтезируется бактерией, а глобин — растением-хозяином (пример биохимического мутуализма). Леггемоглобин отчасти обусловливает поддержание в клубеньке низкого парциального давления кислорода, что необходимо для фиксации молекулярного азота. Это соединение составляет до 40% массы клубенька, а сами клубеньки — до 5% общей массы растения.

Затраты и выгоды участников этого симбиоза были измерены, но до конца картина до сих пор не ясна. Необходимо срав-

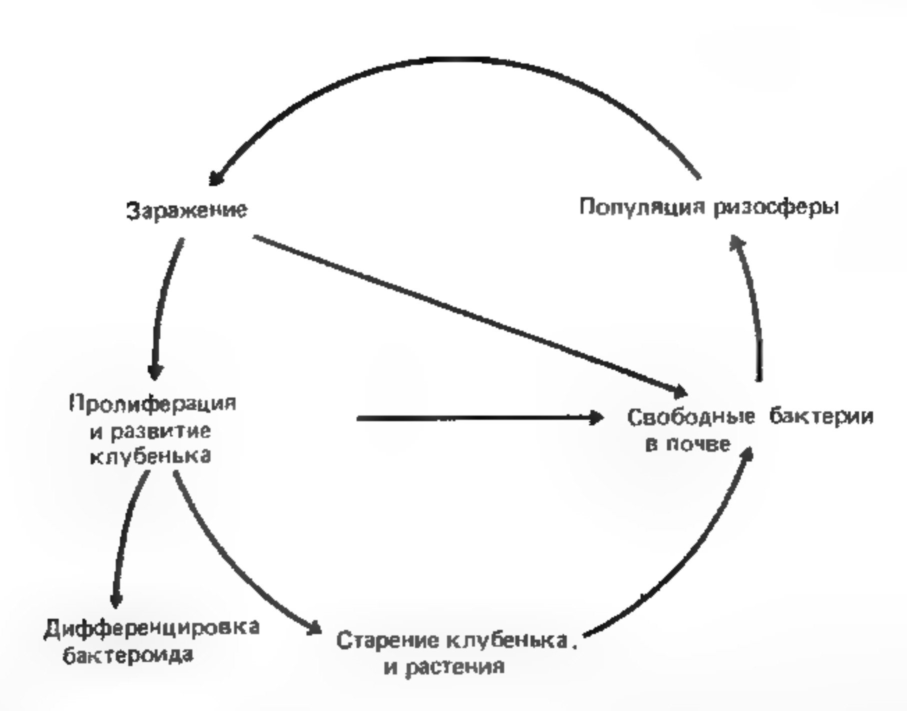


Рис. 13.10. Идеализированная схема жизненного цикла *Rhizobium* (из Beringer et al., 1979). Внутри клубенька бобового растения бактерии развиваются в азотфиксирующую форму — бактероид, который в дальнейшем становится нежизнеспособным. Популяции «ризосферы» — это бактерии, которые находятся в непосредственной близости от поверхности корней. Удивительно то, что самые плотные популяции ризобиума бывают в ризосфере. Отдельные клубеньки, вероятно, содержат около 10^6 жизнеспособных бактерий, тогда как в популяциях ризосферы может быть до 10^{11} бактерий в 1 г почвы (в почве, где давно не росли бобовые, эта величина составляет от 10^2 до 10^5). Берингер и др. предполагают, что: «С точки зрения ризобиума, заселение корней растения является просто способом, позволяющим отводить метаболиты растения для того, чтобы поддерживать многочисленные популяции бактерий в ризосфере». (Beringer et al., 1979.)

нить затраты энергии при альтернативных процессах, посредством которых растение может получать связанный азот. Обычным способом является непосредственное поглощение его из почвы в виде ионов нитрата или аммония. Метаболически самый дешевый способ — использование ионов аммония, не требующих восстановления перед включением в состав белков и т. д. Однако в большинстве типов почв микробная активность (нитрификация) быстро превращает ионы аммония в нитраты, и легко доступными они остаются в основном в анаэробных и кислых почвах. Плата за мутуализм (включая траты на содержание бактероидов) составляет приблизительно 13,5 моль АТФ на 1 моль образовавшегося иона аммония. Энергетически это несколько дороже, чем восстановление до аммония и нитратов (12 моль АТФ). К расходам на фиксацию азота следует прибавить те, что пошли на образование и поддержание функционирования самих клубеньков. Недавно подсчитано, что это составляет около 12% общего выхода фотосинтеза. Именно огромные траты на создание и сохранение клубеньков делают симбиотическую фиксацию молекулярного азота энергетически неэффективным процессом. Однако нет достаточных оснований счи-

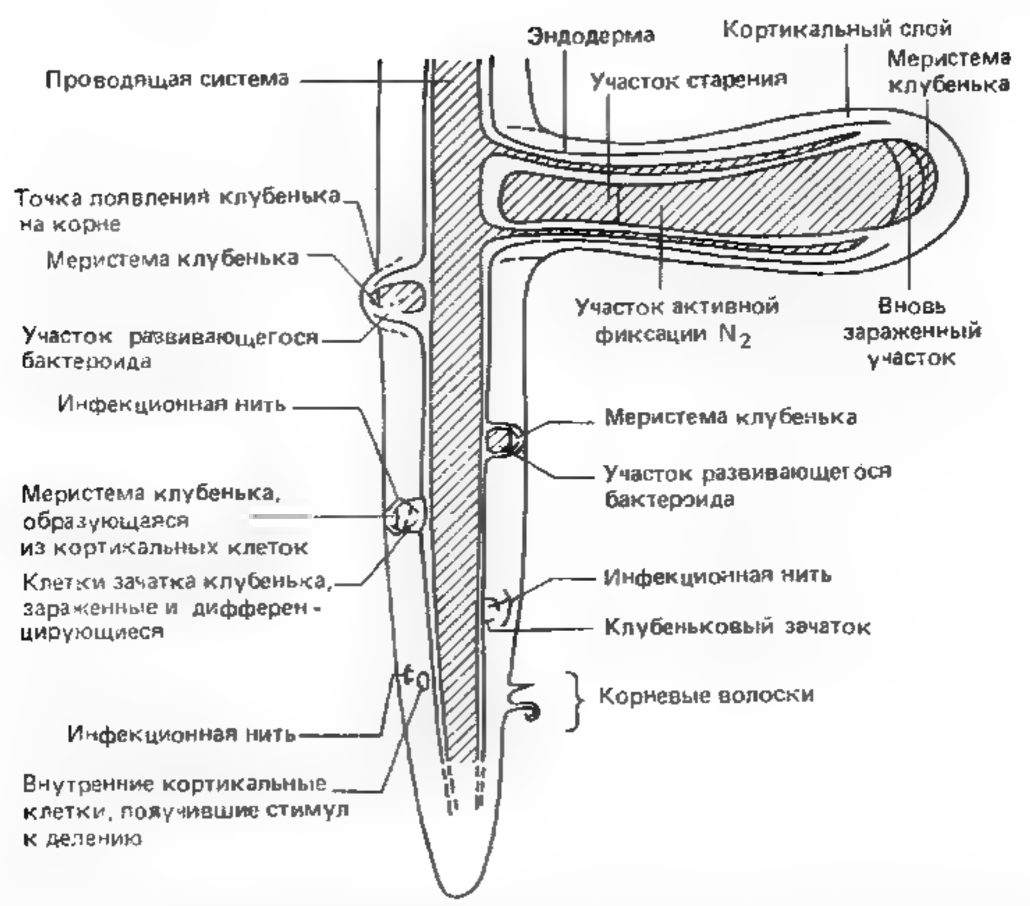


Рис. 13.11. Развитие корневого клубенька в результате заражения корня бобового растения клубеньковыми бактериями. (Из Sprent, 1979.)

тать, что эволюция высших растений обязательно требует повышения эффективности использования энергии. Если зеленые растения «патологически перепроизводят углеводы» (см. гл. 3), они, вероятно, в избытке обеспечены энергетическими ресурсами, но лимитированы другими, например — азотом. Приобретение редкого и ценного товара (азота) за дешевую валюту (углеводы) — неплохая сделка. Если бобовое растение с клубеньками обеспечить нитратами, то скорость фиксации азота быстро падает. И напротив, в среде, где фиксированный азот редок, траты на азотфиксирующий мутуализм, вероятно, максимальны. Хороший обзор этого симбиоза дает Спрент (Sprent, 1979).

Не следует рассматривать мутуализм клубеньковых бактерий с бобовым как изолированную экосистему. Растение, вступившее в симбиоз с азотфиксатором, существенно меняет свой экологический статус. В природе бобовые обычно растут вместе с другими растениями, являющимися их потенциальными конкурентами за связанный азот (нитраты или ионы аммония в почве). Однако благодаря доступу к уникальному источнику такого азота, бобовые избегают конкуренции. Именно с учетом этих экологических отношений можно понять основное преимущество азотфиксирующего мутуализма. Если нас интересуют экологические последствия симбиотической азотфиксации и ее эволюция, то мы должны рассматривать конкурентоспособность бобо-

вых в естественной среде, где они обычно находятся и, по-видимому, эволюционировали.

На рис. 13.12 показаны результаты эксперимента, в котором соя (бобовое) выращивалась вместе со злаком *Paspalum*. Под смешанные посевы вносили либо неорганические соединения азота, либо *Rhizobium*. Эксперимент был поставлен как «серия опытов с постоянной общей густотой посева» (см. разд. 7.9.1), что позволяет сравнивать рост монокультур злака и сои с их ростом в присутствии друг друга. В монокультуре бобового при внесении *как Rhizobium, так* и соединений азота, урожай увеличивался по меньшей мере в 10 раз, т. е. обе обработки дали в целом одинаковый эффект. Это показывает, что бобовые могут использовать оба источника азота, меняя их в зависимости от обстоятельств. Злаки реагировали только на внесение удобрений. В смешанных посевах сои и злака с внесением *Rhizobium* вклад бобового в урожай был примерно в пять раз выше, чем у злака. При использовании азотных удобрений оба вида в смешанных посевах дают практически одинаковый урожай. Совершенно ясно, что в таких экосистемах именно в условиях дефицита азота плата за мутуализм оказывается максимальной, причем растениями, создающими дефицит (активно расходующими лимитированный ресур), будут виды, не способные к мутуализму (например, *Paspalum*).

Организмы, фиксирующие атмосферный азот, в некотором смысле являются самоубийцами. Если в результате их жизнедеятельности концентрация связанного азота в среде повышается настолько, что он становится доступен другим видам, азотфиксатор теряет свое преимущество, может уступить доминирование окружающим и быть ими вытесненным. Это одна из причин того, что в сельском хозяйстве очень трудно из года в год выращивать без севооборота чистую культуру бобовых — растения глушатся злостными сорняками, поселяющимися на обогащенной азотом почве. С этим же, возможно, связано отсутствие в природе зарослей с доминированием бобовых трав или деревьев.

В тканях растений из этого семейства обычно содержится много азота, и на пастбищах с клеверно-злаковыми травосмесями накопление белка растительноядными животными связано в основном с поеданием бобовых. Кроме того, после отмирания по мере разложения, длящегося 6—12 месяцев, бобовые увеличивают содержание азота в очень небольших объемах почвы. Главное последствие этого состоит в том, что сопутствующие злаки получат на таких ограниченных участках особо благоприятные условия для роста. Растительноядные постоянно выедают злаки, и содержание азота в этих пятнах возвращается к прежнему уровню, при котором бобовое может снова получить конкурентное преимущество. У бобовых со столонами, напри-

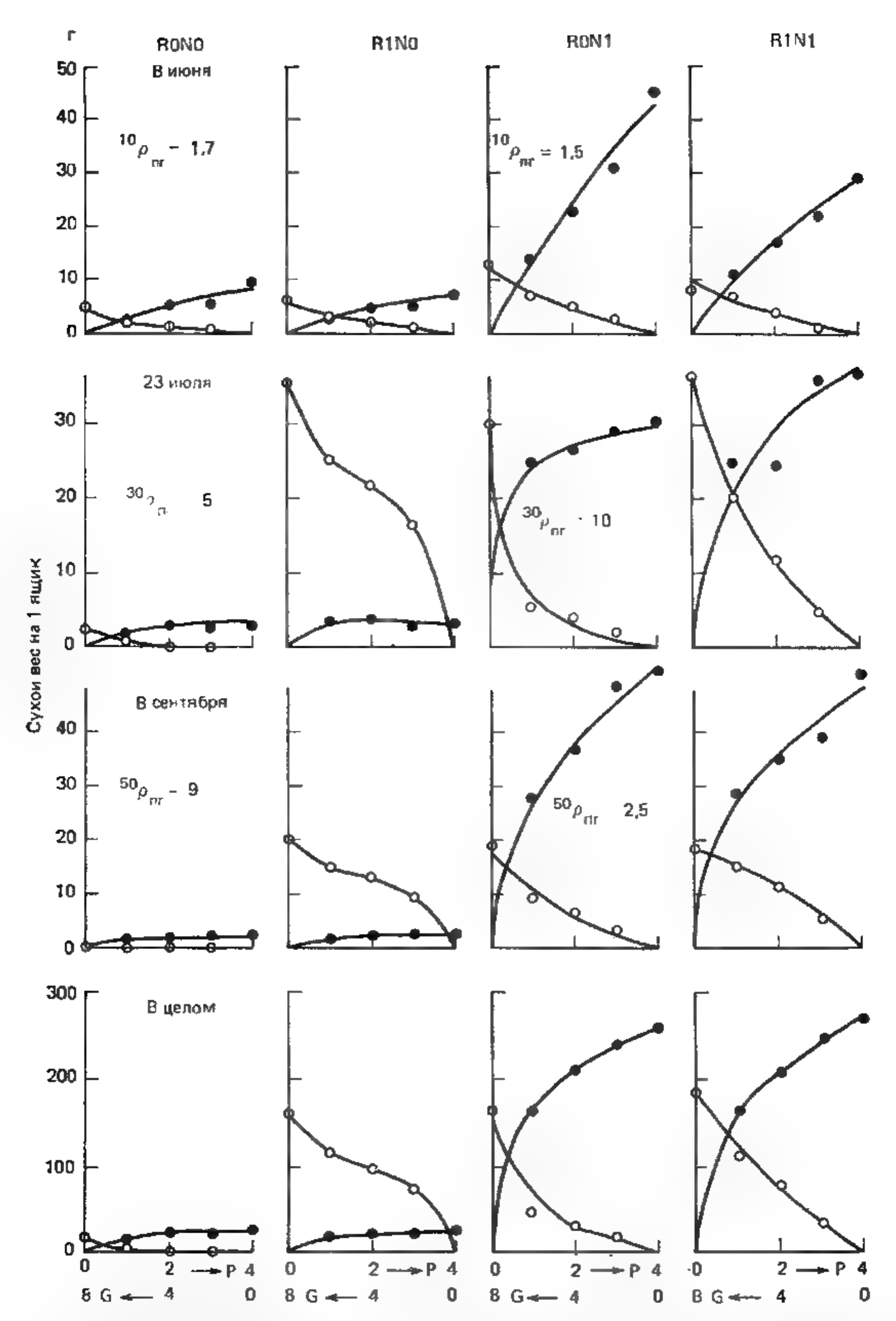


Рис. 13.12. Рост сои (*Glycine soja*) и злака *Paspalum* в монокультуре и в смешанных посевах с добавками азотных удобрений и без них; с внесением и без внесения азотфиксирующих бактерий *Rhizobium*. Растения были выращены в ящиках, содержащих от 0 до 4 особей злака и от 0 до 8 особей *Glycine*. На каждом графике по горизонтальной оси показана доля растений двух видов в каждом ящике. R0N0 — не внесены ни бактерии, ни удобрения; R1N0 — внесены *Rhizobium*, не внесены удобрения; R0N1 — не внесены бактерии, добавлены азотные удобрения; R1N1 — внесены бактерии и добавлены удобрения. (Из deWit et al., 1966.)

мер у клевера ползучего, растение постоянно «блуждает» по травостою, оставляя за собой пятна с преобладанием злаков и проникая на новые бедные азотом участки, которые в результате обогащает. (В этот процесс возникновения пятнистого распределения видов вносят свой вклад и травоядные животные. Они объедают траву на обширной площади, а азот, выделяемый с их пометом и мочой, концентрируется на небольших участках.) Симбиотические бобовые растения в такой экосистеме определяют не только баланс азота, но и циклическое чередование видов в пятнисто организованном сообществе.

13.10.2. Мутуалистическая азотфиксация в случае небобовых растений

Азотфиксация с участием сине-зеленых водорослей. — Азотфиксация с участием Frankia.

Другие организмы, способные к фиксации молекулярного азота, образуют мутуалистические ассоциации с небобовыми растениями. В этом случае азотфиксаторами являются главным образом два типа организмов: сине-зеленые водоросли и загадочное существо *Frankia* с до сих пор точно не определенным таксономическим положением, но обычно относимое к актиномицетам. Распределение этих симбионтов по группам высших растений лишено всякой закономерности и, по-видимому, не имеет большого эволюционного смысла. Сине-зеленые водоросли образуют симбиоз с тремя родами печеночников (*Anthoceros*, *Blasia* и *Clavicularia*), некоторыми мхами (например, *Sphagnum*), одним папоротником (свободноплавающее водное растение *Azolla*), многими саговниками (например, *Encephalartos*) и со всеми 40 видами цветковых растений рода *Gunnera*. У печеночников водоросль *Nostoc* живет в слизистых полостях талломa и растение реагирует на ее присутствие образованием тонких нитей, увеличивающих контакт между симбионтами. Водоросль снабжает растение-хозяин азотом, получая от него соединения углерода.

Frankia мутуалистически взаимодействует с представителями восьми семейств цветковых, почти все из которых являются кустарниками или деревьями. Образуемые клубеньки обычно твердые и деревянистые. Наиболее известные хозяева — ольха (*Alnus*), облепиха (*Hippophae*), восковник (*Myrica*) и аркто-альпийские кустарнички *Arctostaphylos* и *Dryas*. У растения *Caeonothus*, образующего обширные заросли в калифорнийском чапарале, также формируются клубеньки с *Frankia*. Можно считать, что во всех случаях мутуализма с этим микробом хозяин получает возможность поселяться в бедных азотом место-

обитаниях — на торфянистых почвах (*Alnus* и *Myrica*), песчаных дюнах (*Hippophae*), в арктических и альпийских биотопах (*Dryas, Arctostaphylos*).

13.10.3. Эволюция мутуалистической азотфиксации

Не исключено, что биологическая азотфиксация возникла сравнительно недавно. Генный комплекс, ответственный за координированные процессы восстановления молекулярного азота, по существу один и тот же у всех способных к этому организмов. Весь он целиком (nif-система) был экспериментально перенесен в составе плазмиды из бактерии *Klebsiella pneumoniae*, где присутствует естественным образом, в кишечную палочку (*Escherichia coli*), у которой не встречается. Такой же перенос мог неоднократно происходить и в природе. Этим легче всего объяснить наличие nif-системы в столь различных группах прокариот. Если способность к фиксации молекулярного азота — позднее эволюционное приобретение, то этим объясняется и ее отсутствие у эукариот: она развилась уже после их дивергенции с прокариотами.

Разнообразие групп, с которыми у азотфиксирующих организмов установились мутуалистические отношения, легче всего объяснить совершенно независимыми эволюционными событиями, происходившими в различных бедных азотом местообитаниях, но приведших к глубоким экологическим последствиям.

13.11. Эволюция субклеточных структур при симбиозе

Мутуализм — возможный источник эволюции эукариот.

Мы видели, что как среди растений, так и среди животных существуют весьма разнообразные взаимоотношения, которые можно считать мутуалистическим симбиозом. Сюда относятся ассоциации двух совершенно различных организмов, связанных поведенческими реакциями, но проводящих часть своего жизненного цикла независимо друг от друга и сохраняющих индивидуальные особенности (бычки и креветки, бабочка голубянка и муравьи). Далее по уровню сложности следуют экосистемы типа хемостата (строго внешние по отношению к тканям) в рубце жвачных и слепой кишке термитов; затем — межклеточная эктомикориза и внутриклеточные зооксантеллы кишечнополостных. Эти стадии можно расценивать как последовательные этапы интеграции — сначала отдельных членов сообщества, а затем как бы частей одного «организма».

Нетрудно представить, что некоторые из существ, считающихся едиными организмами, возникли в результате симбиоза, приведшего к безвозвратной утере индивидуальности партнеров.

На этой точке зрения особенно настаивает Маргулис (Margulis, 1975). Она считает, что переломные этапы в эволюции основных групп высших растений и животных сопровождались включением в состав их клеток прокариот (так называемая «последовательно-эндосимбиотическая теория эволюции эукариотической клетки»). «Первый шаг на пути возникновения эукариот от прокариот был сделан, когда внутрь клетки ферментативного анаэроба внедрилась эубактерия, в которой осуществлялся цикл Кребса (промитохондрия),... в результате чего образовались содержащие митохондрии амебоиды, давшие начало всем остальным эукариотам. Те в свою очередь приобрели поверхностные подвижные бактерии, превратившиеся в жгутики и реснички». (Мы уже видели, что жгутиконосцы из кишечника термитов подвижны благодаря прикрепленным к ним спирохетам.) Позднее поглощение клеток сине-зеленых водорослей могло бы привести к появлению автотрофного «организма», предка всего царства растений. Эта последовательность событий является чисто гипотетической и вызывает много скептических замечаний, но, по крайней мере отчасти, она может соответствовать действительности. До сих пор существуют близкие к предполагаемым симбионтам формы, включая бактерию *Paracoccus denitrificans*, рядом признаков напоминающую гипотетического свободноживущего предшественника митохондрии. Если теория Маргулис верна, то основная часть этой главы была посвящена второй стадии развития мутуализма, когда все более интегрируются друг с другом пары видов, каждый из которых по происхождению является симбиотической ассоциацией.

13.12. Модели мутуализма

На первый взгляд создать математические модели мутуалистических взаимоотношений нетрудно. Для этого уравнение Лотки—Вольтерры, описывающее рост популяции одного вида, т. е. $dN_1/dt = r_1 \cdot N_1(K_1 - N_1/K_1)$, следует видоизменить, введя коэффициент $(+\alpha \cdot N_2)/K_1$, определяющий, насколько особи вида 2 способствуют увеличению скорости роста популяции вида 1. Такое же уравнение может быть получено для вида 2 с использованием коэффициента $(+\beta \cdot N_1)/K_2$. В этих уравнениях учитывается возможность увеличения численности каждого вида в присутствии другого вида, т. е. признак истинно мутуалистических отношений. Однако такая модель воспроизводит ситуацию, в которой численность обоих мутуалистов взрывообразно и неограниченно возрастает. Очевидно, что это нереалистично. Другие попытки моделирования мутуализма (см. May, 1982) приводят к заключению, что такое взаимодействие довольно нестабильно. Но бóльшая часть данных, полученных в естественных условиях, показывает его высокую устойчивость и способность

быстро восстанавливаться после нарушений. Почти наверняка неудача этих моделей объясняется их подходом к мутуализму как к зеркальному отражению конкуренции; в них предусматривается, что ограничения роста популяции, существующие для отдельного вида, при мутуализме ослабятся. В действительности же большинство случаев мутуализма, вероятно, не *ослабляет* ограничения, а *устраняет*, замещая другими. Например, если у кишечнополостного появляется фотосинтезирующий эндосимбионт, углеродное питание перестает быть лимитирующим рост фактором, и на первый план, по-видимому, выходят иные ограничения. Такое состояние может быть вполне устойчивым.

13.13. Некоторые общие черты жизнедеятельности мутуалистов

В биологии мутуалистов (особенно вступающих в тесные физические взаимосвязи) существует много характерных черт, отличающих их от большинства других организмов. По своей биологии они резко отличаются от паразитов и свободноживущих сородичей.

1. Жизненный цикл специализированных мутуалистов удивительно прост (в отличие прежде всего от большинства паразитов).

2. У эндосимбиотических мутуалистов половое размножение, по-видимому, подавлено, особенно по сравнению с паразитами и свободноживущими сородичами (см. Law, Lewis, 1983).

3. У эндосимбионтов нет выраженной стадии расселения. Если оно и происходит, то часто у обоих партнеров вместе (например, когда молодая самка муравьев, покидая старую колонию, чтобы основать новую, берет с собой инокулят грибов, или когда гриб и водоросль у многих лишайников объединяются в расселительную структуру). Исключение из этого общего правила — споры из плодовых тел эктомикоризных грибов, но такие грибы большую часть своей жизни могут проводить как свободноживущие организмы (или как паразиты). Это различие является особенно сильным между мутуалистами и паразитами: популяционная динамика последних в большинстве случаев определяется расселением.

4. При мутуализме, по-видимому, не бывает ничего похожего на эпидемии, свойственные паразитизму. По сравнению с паразитами популяции мутуалистов представляются весьма стабильными.

5. В популяциях мутуалистов число эндосимбионтов, приходящихся на одного хозяина, оказывается удивительно постоянным.

6. По-видимому, у организмов, образующих мутуалистический симбиоз, экологическая амплитуда (и ширина ниши) обыч-

но (возможно, всегда) больше, чем у каждого из них при одиночном существовании. Этим мутуализм также отличается от паразитизма, когда экологическая амплитуда хозяина в присутствии паразитов обычно сужается.

7. Удивительно, что специализация по хозяевам у мутуалистов часто оказывается вполне гибкой — мутуализм муравьев и растений с нектарниками, водорослей и грибов в лишайниках, растений и опылителей и т. д. часто включает пары видов, которые могут быть мутуалистически связаны с несколькими, иногда многими другими видами. Строгая специализация не является здесь правилом.

Безусловно, экологи недооценивали значение мутуализма даже в большей степени, чем паразитизма. Их внимание было, вероятно, чрезмерно сосредоточено на экологии конкурентных отношений и взаимодействий типа хищник—жертва. Одна из причин этого, по-видимому, в том, что многие мутуалистические отношения представляются чем-то из ряда вон выходящим, своего рода прихотью естественной истории, что всегда вызывает пренебрежение серьезных теоретиков. Мутуализм слишком хорошо подходит для занимательно-описательного подхода к объяснению сущности явлений, при котором любой объект рассматривается как деталь безупречно отлаженного механизма природы.

Многие работы по мутуализму представляют собой сборники курьезных случаев, и данная глава в основном отражает такую ситуацию. Но изучение мутуализма затрагивает одну из наиболее фундаментальных проблем экологии. Являются ли сообщества организмов более или менее тесно коэволюционирующими образованиями? Возникают ли у них особые свойства в ходе эволюции взаимодействий? Многие примеры из этой главы, по-видимому, подкрепляют точку зрения, согласно которой группы из двух или большего числа видов проявляют тенденцию к объединению во взаимовыгодные ассоциации, что приводит к образованию своего рода сверхорганизмов. Мы до сих пор почти ничего не знаем о том, как широко распространен такой высокоразвитый тип мутуализма; возможно, в не столь выраженной форме он объединяет в природе функционирование целых сообществ. Являются ли эти примеры крайним выражением широко распространенного явления или только исключениями из правила, курьезами, уродствами? Одно из интересных предположений состоит в том, что в умеренных зонах, в отличие от тропиков, мутуализм редко бывает облигатным. Не исключено, что роль факультативных мутуалистов в структуре сообществ или гильдий гораздо значительнее, чем предполагалось ранее (Bristow, в кн. May, 1982).

Оглавление

Часть 2. Взаимодействия *(пер. Михеева В. Н.)*